BIOLOGÍA DE LAS PLANTAS

PETER H. RAVEN

Missouri Botanical Garden and
Washington University, St. Louis

RAY F. EVERT

University of Wisconsin, Madison

SUSAN E. EICHHORN

University of Wisconsin, Madison

Ej. 3
V. 1

EDITORIAL REVERTÉ, S. A.
Barcelona-Bogotá-Buenos Aires-Caracas-México

Título de la obra original:
Biology of Plants. Fourth Edition

Versión original en lengua inglesa publicada por:
Worth Publishers, Inc. New York, NY 10003

Copyright © by Worth Publishers, Inc.

Versión española por:
Sergi Santamaría del Campo

Francisco Lloret Maya

M.ª Angeles Cardona Florit
Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Barcelona

Propiedad de:
EDITORIAL REVERTÉ, S.A.
Loreto, 13-15, Local B
08029 Barcelona

Reservados todos los derechos. La reproducción total o parcial de esta obra, por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático y la distribución de ejemplares de ella mediante alquiler o préstamo públicos, queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los titulares del copyright, bajo las sanciones establecidas por las leyes.

Edición en español:
© EDITORIAL REVERTÉ, S.A., 1991

Impreso en España - Printed in Spain
ISBN: 84-291-1841-1 Tomo I
ISBN: 84-291-1843-8 Obra completa
I.G. Ferré Olsina, S.A. - Barcelona
Depósito Legal B. 27.979

Prólogo

A finales de la década de 1980, la botánica sigue siendo un campo excitante en el que se han puesto grandes esperanzas, como nunca antes, para lograr el bienestar de la humanidad. El rápido crecimiento de la población humana ejerce una enorme presión en la capacidad productiva del ecosistema global. Los seres humanos deben responder a dicha presión construyendo sistemas agrícolas y forestales que sean productivos y estables a lo largo del tiempo para poder mantenerse a sí mismos.

En esta cuarta edición, Biología de las plantas sigue siendo fiel a sus objetivos originales: presentar una información básica acerca de los vegetales en una forma compacta, bien ilustrada e interesante. Como en las ediciones anteriores, hemos puesto una atención especial en aquellos temas del libro que creemos que relacionan todos los demás: 1) El cuerpo de las plantas como el resultado dinámico de los procesos de crecimiento y desarrollo mediante interacciones químicas; 2) las relaciones evolutivas como guía para comprender las formas y funciones de los organismos; y 3) la ecología como medio de resaltar nuestra dependencia de las plantas para mantener nuestra propia vida y la de todos los demás organismos.

A pesar del título, este libro trata todos los grupos de organismos que tradicionalmente se consideran en las cátedras universitarias de botánica: los virus, las bacterias, algunos protistas seleccionados, los hongos y las propias plantas. Nosotros seguimos considerando que las plantas incluyen solamente a los briófitos y las plantas vasculares, una línea evolutiva coherente derivada de antepasados que, si los conociéramos, podrían clasificarse como algas verdes. No incluimos las algas rojas y pardas entre las plantas porque tales grupos derivaron independientemente de antepasados unicelulares. También hemos incluido las algas verdes en el reino Protista; quizá sea ésta una decisión arbitraria, pero permite visualizar más fácilmente el reino Plantae. El reino Fungi se trata, por supuesto, como un grupo completamente independiente.

Aunque la mayoría de las características de las ediciones anteriores se mantienen, hemos hecho algunos cambios significativos. Por ejemplo, hemos añadido información acerca de las algas multicelulares, particularmente las algas verdes, y les dedicamos un capítulo entero. También hemos añadido un nuevo capítulo acerca de las plantas y el hombre (el capítulo 30), en el cual describimos la historia de la domesticación de los principales cultivos, exploramos las posibilidades de encontrar nuevas fuentes vegetales de alimentos, energía y productos químicos y analizamos las perspectivas del mejoramiento vegetal mediante la ingeniería genética. Este capítulo se ha puesto junto a los capítulos de la evolución general y la evolución de las plantas con flor con el fin de explicar no solamente la evolución como un proceso sino también el papel que el hombre desempeña en la modificación de dicho proceso. El tratamiento de la ecología fisiológica se ha reforzado y actualizado a lo largo de todo el libro.

Además, hemos intentado hacer esta edición de Biología de las plantas más sucinta, más gráfica y más precisa que las anteriores. El libro es un poco más extenso pero no porque los temas que trata sean más amplios o detallados, sino porque 1) se han añadido nuevos diagramas, dibujos y fotografías (la mayoría de ellos en color); 2) se ha incluido más información acerca de la importancia de las plantas en los aspectos prácticos de la vida del hombre (véase, por ejemplo, la nueva sección que trata la madera en el capítulo 23, *Crecimiento secundario*); y 3) en todo el libro se han incluido ayudas pedagógicas (tablas, resúmenes, ensayos). Queremos destacar especialmente los nuevos ciclos vitales (páginas 260 y 261, 328 y 329, 346 y 347, 366 y 367, etc.), mucho más grandes y fáciles de seguir, y dibujados todos con el mismo estilo.

La presente edición de Biología de las plantas está organizada de manera que los temas puedan estudiarse en el orden que se prefiere. Se ha tenido un cuidado especial en mejorar la utilidad del libro para aquellos cursos que no necesitan tantos detalles o que utilicen solamente algunas partes del libro. Hemos intentado proporcionar a los estudiantes una introducción a la botánica clara e interesante, así como unas referencias bibliográficas actualizadas de aquellos temas que podrían resultarles interesantes y desearan estudiarlos con mayor profundidad.

Introduciendo a la gente joven no solamente en lo que se conoce de la botánica sino también en los muchos problemas aún no resueltos, esperamos atraer nuevos talentos y entusiastas que trabajen en la solución de aquello de lo que depende todo nuestro futuro.

PETER H. RAVEN
RAY F. EVERT
SUSAN E. EICHHORN

Agradecimientos

Los autores queremos agradecer profundamente las sugerencias y los comentarios realizados por los profesores que utilizaron la edición anterior de este libro, quienes dedicaron parte de su tiempo en aconsejarnos para esta nueva edición. Sin su ayuda y la de otros expertos en las distintas áreas de la investigación y la enseñanza de la botánica no podríamos haber escrito este libro. Hemos tenido una importante colaboración de las siguientes personas: George B. Johnson, Washington University, quien nos ayudó en los capítulos de genética y evolución; Kenneth G. Keegstra y Michael R. Sussman, ambos de la Universtiy of Wisconsinsin, quienes revisaron los temas relacionados con las membranas; Paul W. Ludden, University of Winsconsin, quien revisó los capítulos relacionados con la energía; John W. Einset, Harvard University, quien nos aportó valiosas sugerencias para los capítulos que tratan la regulación y las respuestas del crecimiento; Peter H. Quail, University of Wisconsin, quien revisó los temas relacionados con la fotobiología; Gerald C. Gerloff, University of Wisconsin, quien nos ayudó en los capítulos acerca de la nutrición de las plantas y el suelo; y Jennifer L. Parke, University of Wisconsin, quien nos hizo numerosas sugerencias en cuanto a los temas relacionados con las micorrizas. Gary L. Floyd, Ohio State University, Karl R. Mattox, Miami University, Linda E. Graham, University of Wisconsin, Karl J. Miklas, Cornell University, Max Hommersand, University of North Carolina, and Rudolf Schmidt, University of California, Berkeley, nos ayudaron extraordinariamente en los temas relacionados con las algas. También deseamos agradecer a Sue A. Tolin y George H. Lacy, ambos del Virginia Polytechnic Institute and State University, y a Paul G. Ahlquist, University of Wisconsin, por su ayuda con los virus; Peter Crane del Field Museum of Natural History, Chicago, y Charles B. Beck, University of Michigan, quienes nos proporcionaron un sistema práctico para tratar los antepasados de las plantas con semilla; Charles B. Heiser, Jr., Indiana University, William L. Brown, Pioneer Hi-bred International, Inc., Jack R. Harlan, University of Illinois, y Ernest Janorski, Monsanto Company, quienes nos ayudaron en el capítulo acerca de las plantas y el hombre; y Dwight Billings, Duke University, Peter Vitousek, Stanford University, y Lawrence Bliss, University of Washington, por su extraordinaria ayuda en la sección de ecología.

Otras personas a quienes les deseamos expresar nuestro agradecimiento por haber revisado partes del manuscrito o porque nos proporcionaron información para esta cuarta edición son las siguientes:

Vernon Ahmadjian, *Clark University*
Linda Berg, *University of Maryland*
John T. Bonner, *Princeton University*
Chris H. Bornman, *Hilleshög Aktiebolag, Landskrona, Sweden*
Robert Bowman, *Colorado State University*
Winslow Briggs, *Carnegie Institution, Washington*
Raymond Buck, *Montgomery College*
Jack H. Burk, *California State University, Fullerton*
John Burris, *Pennsylvania State University*
Allan Campbell, *Stanford University*
Leeds Carluccio, *Central Connecticut State University*
Theodore S. Cochrane, *University of Wisconsin*
Grant Cottam, *University of Wisconsin*
Marshall Crosby, *Missouri Botanical Garden*
Billy J. Cumbie, *University of Missouri*
William Darden, *University of Alabama*
Marshall Darley, *University of Georgia*
Jerry Davis, *University of Wisconsin, LaCrosse*
T.O. Diener, *U.S. Department of Agriculture*
Davis Dilcher, *Indiana University*
John Dwyer, *St. Louis University*
Walter Eschrich, *University of Göttingen, Federal Republic of Germany*
Sharon Eversman, *Montana State University*
Richard Eyde, *U.S. Museum of Natural History, Smithsonian Institution*
Thomas J. Givnish, *University of Wisconsin*

Ursula Goodenough, *Washington University*
Winston Hackbarth, *Louisiana Tech University*
John Heslop-Harrison, *University College of Wales*
Yolande Heslop-Harrison, *University College of Wales*
Arthur Kelman, *University of Wisconsin*
David L. Kirk, *Washington University*
A.H. Knoll, *Harvard University*
Ross E. Koning, *Rutgers University*
Mark Littler, *U.S. Museum of Natural History, Smithsonian Institution*
Robert Magill, *Missouri Botanical Garden*
Michael Mesler, *Humboldt State University*
Eldon H. Newcomb, *University of Wisconsin*
Robert Ornduff, *University of California, Berkeley*
Stanley J. Peloquin, *University of Wisconsin*
James Phillips, *University of Wisconsin*
Tom L. Phillips, *University of Illinois*
K.A. Pirozynski, *National Museums of Canada, Ottawa*
Jeff Pommerville, *Texas A & M University*
David Porter, *University of Georgia*
Don Pruso, *University of Nevada, Reno*
Kenneth G. Raper, *University of Wisconsin*
D.B.O. Saville, *Canada Department of Agriculture*
W.B. Schofield, *University of British Columbia*
William Schopf, *University of California, Los Angeles*
K.D. Stewart, *Miami University*
Ruth Stockey, *University of Alberta*
John Thomas, *Stanford University*
John Thomason, *University of Wisconsin*
James M. Trappe, *U.S.D.A., Corvallis, Oregón*
Dwain Vance, *North Texas State University*
Joseph E. Varner, *Washington University*
Thomas Volk, *University of Wisconsin*
Jerry Weis, *Kansas State University*
Mark A. Wetter, *University of Wisconsin*
George M. Woodwell, *Marine Biology laboratory, Woods Hole, Massachusetts*
Michael Wynne, *University of Michigan*
Clarice Yentsch, *Bigelow Laboratory for Ocean Services, West Boothbay Harbor, Maine*

Deseamos agradecer, una vez más, a L.A.S. Johnson, Royal Botanic Gardens, Sydney, Australia, por la inestimable ayuda que nos brindó en la edición anterior y quien mejoró apreciablemente la presente.

Otra vez deseamos agradecer a Rhonda Nass por sus espléndidos dibujos y a Damian S. Neuberger por su destacado trabajo fotográfico. Ellen Marie Dudley también nos proporcionó varios dibujos excelentes para esta edición.

También deseamos agradecer a las siguientes personas de la University of Wisconsin: Claudia Lipke, por las fotografías en color; Jean Arnold, por la mecanografía; y Diep Hoang, Janice Varner, Dianne Wentland, Louise Wang, Garland Williams, Olga Zizich French, Mary Bauschelt y Von Mansfeld por su colaboración en general.

El primer autor desea agradecer a su esposa, Tamra Engelhorn Raven, la colaboración y estímulo que le brindó. El segundo autor desea expresar su gratitud a su esposa, Mary, por su paciencia y estímulo, y la tercera autora quiere agradecer a su esposo, Henry, por su colaboración y porque nunca se quejó durante la preparación de esta cuarta edición.

Queremos agradecer especialmente a Helena Curtis por sus destacadas contribuciones a las primeras ediciones de este libro que ayudaron en gran medida al éxito que tuvieron.

Finalmente, queremos expresar nuestra gratitud a Sally Anderson, Gunder Hefta, George Touloumes, Patricia Lawson, Geraldine McGowan y a muchas otras personas de Worth Publishers quienes hicieron excelentes contribuciones para mejorar la calidad y utilidad de este libro.

PETER H. RAVEN
RAY F. EVERT
SUSAN E. EICHHORN

Índice abreviado

TOMO I

CAPÍTULO 1 Introducción a la Botánica 1

SECCIÓN 1 La célula vegetal 13
CAPÍTULO 2 Introducción a la célula eucariota 15
CAPÍTULO 3 Composición molecular de las células 45
CAPÍTULO 4 El movimiento de entrada y salida de sustancias en las células 58

SECCIÓN 2 La energía y la célula viva 69
CAPÍTULO 5 El flujo de energía 71
CAPÍTULO 6 Respiración 82
CAPÍTULO 7 Fotosíntesis 95

SECCIÓN 3 Genética 115
CAPÍTULO 8 La química de la herencia 117
CAPÍTULO 9 Genética de los organismos eucariotas 132

SECCIÓN 4 Diversidad 149
CAPÍTULO 10 Clasificación de los seres vivos 151
CAPÍTULO 11 Bacterias 165
CAPÍTULO 12 Virus 186
CAPÍTULO 13 Hongos 196
CAPÍTULO 14 Protistas unicelulares, mohos acuáticos, mohos mucilaginosos, quitridiomicetes y algas unicelulares 229
CAPÍTULO 15 Protistas multicelulares: algas rojas, pardas y verdes 251
CAPÍTULO 16 Briófitos 280
CAPÍTULO 17 Plantas vasculares sin semillas 300
CAPÍTULO 18 Plantas con semillas 333

TOMO II

SECCIÓN 5 El cuerpo de las Angiospermas: Estructura y desarrollo 371
CAPÍTULO 19 Desarrollo inicial del cuerpo vegetal 373
CAPÍTULO 20 Células y tejidos del cuerpo vegetal 384
CAPÍTULO 21 La raíz: Estructura y desarrollo 400
CAPÍTULO 22 El vástago: Estructura y desarrollo 413
CAPÍTULO 23 Crecimiento secundario 446

SECCIÓN 6 Regulación y respuestas del crecimiento 473

CAPÍTULO 24 Regulación del crecimiento y del desarrollo: las hormonas vegetales 481
CAPÍTULO 25 Los factores externos y el crecimiento vegetal 495

SECCIÓN 7 **La captación y el transporte de nutrientes en las plantas** 515
CAPÍTULO 26 Nutrición de las plantas y suelo 517
CAPÍTULO 27 El movimiento del agua y los solutos en las plantas 541

SECCIÓN 8 **Evolución** 561
CAPÍTULO 28 El proceso de la evolución 563
CAPÍTULO 29 La evolución de las plantas con flores 584
CAPÍTULO 30 Las plantas y el hombre 621

SECCIÓN 9 **Ecología** 651
CAPÍTULO 31 Dinámica de las comunidades y los ecosistemas 657
CAPÍTULO 32 Los biomas 671
APÉNDICE A Fundamentos de química 699
APÉNDICE B Tabla métrica y escala de conversión de temperaturas 712
APÉNDICE C Clasificación de los organismos 715
APÉNDICE D Eras geológicas 721
GLOSARIO 723
AGRADECIMIENTOS A LAS ILUSTRACIONES 747
ÍNDICE ALFABÉTICO 755

Índice analítico

TOMO I

CAPÍTULO 1 Introducción a la botánica 1
La evolución de las plantas 1
La evolución de las comunidades 7
La aparición de los seres humanos 9
Resumen 11
Sugerencias para lecturas posteriores 11

SECCIÓN 1 **La célula vegetal** 13
CAPÍTULO 2 Introducción a la célula eucariota 13
Procariotas y eucariotas 16
La célula vegetal 16
Ensayo: Origen de la teoría celular 17
Membrana citoplasmática 17
Núcleo 17
Ensayo: Examinando el mundo microscópico 19
Plastos 19
Mitocondrias 23
Microcuerpos 24
Vacuolas 24
Ribosomas 26
Retículo endoplasmático 26
Aparato de Golgi 27
Microtúbulos 28
Microfilamentos 30
Sustancia base o matriz citoplasmática 30
Gotas lipídicas 30
Sustancias ergásticas 31
Flagelos y cilios 31
La pared celular 32
Plasmodesmos 35
División celular 36
El ciclo celular 36
Ensayo: Microscopía de inmunofluorescencia de la tubulina y los microtúbulos 41
Resumen 42

CAPÍTULO 3 Composición molecular de las células 45
Compuestos orgánicos 45
Hidratos de carbono 46
Ensayo: Datación por carbono radiactivo 47
Lípidos 49
Proteínas 51
Ácidos nucleicos 56
Otros derivados de los nucleótidos 56
Resumen 56

CAPÍTULO 4 El movimiento de entrada y salida de sustancias en las células 58
Principios del movimiento del agua 58
Ensayo: Imbibición 60
Estructura de las membranas celulares 62
Transporte a través de las membranas 63
Endocitosis y exocitosis 65
Transporte a través de los plasmodesmos 66
Resumen 67
Sugerencias para lecturas posteriores 67

SECCIÓN 2 **La energía y la célula viva** 69
CAPÍTULO 5 El flujo de energía 71
Las leyes de la termodinámica 72
Ensayo: $E = mc^2$ 74
Oxidación-reducción 75
Enzimas y sistemas vivos 75
Los enzimas como catalizadores 76
El centro activo 76
Cofactores en la acción enzimática 78
Vías enzimáticas 78
Regulación de la actividad enzimática 79
El factor energético: ATP 79
Resumen 81

CAPÍTULO 6
Respiración 82

Glucólisis 83
Vía aerobia 86
Otras vías importantes productoras de energía 92
Ensayo: Bioluminiscencia 92
Vías anaerobias 93
Resumen 94

CAPÍTULO 7
Fotosíntesis 95

Historia retrospectiva de la fotosíntesis 95
Las reacciones lumínicas 98
Ensayo: Luz y vida 102
Las reacciones oscuras 105
Ensayo: El ciclo del carbono 109
Ensayo: Isótopos del carbono en las plantas C_3 y C_4 111
Resumen 111
Sugerencias para lecturas posteriores 112

SECCIÓN 3
Genética 115

CAPÍTULO 8
La química de la herencia 117

La química del gen: DNA o proteína 117
La naturaleza del DNA 118
¿Cómo trabajan los genes? 123
Ensayo: DNA levógiro y DNA dextrógiro 123
Regulación de la transcripción génica 127
El control del desarrollo en los vegetales 128
Ensayo: El control de la diferenciación multicelular 128
Resumen 131

CAPÍTULO 9
Genética de los organismos eucariotas 132

Eucariotas frente a procariotas 132
Estructura de los cromosomas eucarióticos 133
Meiosis 134
¿Cómo se determinan los caracteres? 138
Mutaciones 143
Organización de los genes 146
Determinación del fenotipo 146
Resumen 147
Sugerencias para lecturas posteriores 147

SECCIÓN 4
Diversidad 149

CAPÍTULO 10
Clasificación de los seres vivos 151

El sistema binomial 152
Grupos principales de organismos 158
Relaciones entre los eucariotas 159
Clasificación de los organismos 160
Reproducción sexual 162
Resumen 164
Sugerencias para lecturas posteriores 164

CAPÍTULO 11
Bacterias 165

Características generales de las bacterias 166
Ensayo: Las bacterias y el combustible fósil 178
Ensayo: El cáncer de los cítricos 182
Resumen 185
Sugerencias para lecturas posteriores 185

CAPÍTULO 12
Virus 186

Naturaleza de los virus 187
Estructura de las partículas víricas 188
Replicación de los virus 190
Diversidad de los virus 191
Enfermedades víricas de plantas 192
Viroides y otras partículas infecciosas 194
Virus y cáncer 194
Origen de los virus 194
Resumen 195
Sugerencias para lecturas posteriores 195

CAPÍTULO 13
Hongos 196

Biología de los hongos 198
Evolución de los hongos 199
Reproducción fúngica 200
Los grandes grupos de hongos 201
Ensayo: Fototasis en hongos 203
Ensayo: Ergotismo 208
Ensayo: Hongos depredadores 210
Micorrizas 221
Resumen 226
Sugerencias para lecturas posteriores 227

CAPÍTULO 14
Protistas unicelulares, mohos acuáticos, mohos mucilaginosos, quitridiomicetes y algas unicelulares 229

Ecología de los protistas unicelulares 230
La simbiosis y el origen de los cloroplastos 230
Características de las divisiones 231
División Oomycota 232
Ensayo: Control hormonal de la sexualidad en un moho acuático 235
División Chytridiomycota 236
División Acrasiomycota 238
División Myxomycota 239
Crisófitos: División Chrysophyta 241
Los dinoflagelados: División Pyrrhophyta 245
Ensayo: La mitosis en los dinoflagelados 246
Los euglenófitos: División Euglenophyta 248
Resumen 249
Sugerencias para lecturas posteriores 250

CAPÍTULO 15
Protistas multicelulares: algas rojas, pardas y verdes 251

Características de las algas rojas, pardas y verdes 252
Algas rojas: División Rhodophyta 253
Algas pardas: División Phaeophyta 257
Ensayo: Usos económicos de las algas 262
Algas verdes: División Chlorophyta 263
Ensayo: Algas verdes simbióticas 274
Resumen 278
Sugerencias para lecturas posteriores 278

CAPÍTULO 16
Briófitos 280

Características de los briófitos 281
Hepáticas: Clase Hepaticae 285
Ensayo: Liberación de esporas en hepáticas 287
Antoceros: Clases Anthocerotae 291
Musgos: Clase Musci 292
Dispersión de esporas de musgos por insectos 295
Resumen 299
Sugerencias para lecturas posteriores 299

CAPÍTULO 17
Plantas vasculares sin semillas 300

Organización del cuerpo vegetativo de las plantas vasculares 301
Sistemas reproductivos 305
División de las plantas vasculares sin semilla 306
División Rhyniophyta 307
División Zosterophyllophyta 308
División Trimerophyta 309
División Psilophyta 309
División Lycophyta 312
División Sphenophyta 317
División Pteropsida 321
Ensayo: Plantas de la edad del carbón 324
Resumen 330
Sugerencias para lecturas posteriores 330

CAPÍTULO 18
Plantas con semillas 334

Progimnospermas 335
Gimnospermas 337
Las angiospermas 353
Resumen 369
Sugerencias para lecturas posteriores 369

TOMO II

SECCIÓN 5
El cuerpo de las Angiospermas: Estructura y desarrollo 371

CAPÍTULO 19
Desarrollo inicial del cuerpo vegetal 373

El embrión maduro y la semilla 373
La formación del embrión 377
Ensayo: El trigo 377
Requerimientos para la germinación de la semilla 381
Del embrión a la planta adulta 382
Resumen 383

CAPÍTULO 20
Células y tejidos del cuerpo vegetal 384

Los sistemas de tejidos 385
Los tejidos y sus componentes celulares 385
Resumen 397

CAPÍTULO 21
La raíz: Estructura y desarrollo 400

Sistemas de raíces 400
Origen y crecimiento de los tejidos primarios 401
Estructura primaria 405
Origen de las raíces laterales 409

Raíces aéreas 409
Adaptaciones para el almacenamiento de alimento 411
Resumen 412

CAPÍTULO 22
El vástago: Estructura primaria y desarrollo 413

Origen y crecimiento de los tejidos primarios del tallo 414
Estructura primaria del tallo 416
Relación entre los tejidos vasculares del tallo y de la hoja 422
Morfología de la hoja 423
Estructura de la hoja 424
Ensayo: Plantas, contaminación atmosférica y lluvia ácida 430
Las hojas de gramíneas 432
Desarrollo de la hoja 433
Abscisión foliar 437
Transición entre los sistemas vasculares de la raíz y el vástago 437
Desarrollo de la flor 437
Ensayo: Dimorfismo foliar en las plantas acuáticas 441
Modificaciones del tallo y las hojas 441
Ensayo: Convergencia evolutiva 443
Resumen 445

CAPÍTULO 23
Crecimiento secundario 446

El cambium vascular 447
Efecto del crecimiento secundario sobre el cuerpo vegetal primario 449
Madera: Xilema secundario 459
Ensayo: Densidad y peso específico de la madera 467
Resumen 469
Sugerencias para lecturas posteriores 470

SECCIÓN 6
Regulación y respuestas del crecimiento 473

CAPÍTULO 24
Regulación del crecimiento y del desarrollo: las hormonas vegetales 475

Las auxinas 476
Las citocininas 480
Ensayo: Hormonas vegetales, cultivos de tejidos y biotecnología 482
El etileno 485
El ácido abscísico 487
Las giberelinas 487
Resumen 492

CAPÍTULO 25
Los factores externos y el crecimiento vegetal 495

Los tropismos 495
Ritmos circadianos 496
Fotoperiodicidad 498
Base química de la fotoperiodicidad 501
El control hormonal de la floración 504
El letargo o periodo de reposo 506
El frío y la respuesta floral 509
Movimientos násticos 509
El giro al sol 512
Conclusiones 512
Resumen 512
Sugerencias para lecturas posteriores 513

SECCIÓN 7
La captación y el transporte de nutrientes en las plantas 515

CAPÍTULO 26
Nutrición de las plantas y suelo 517

Requerimientos nutricionales generales 517
Funciones de los nutrientes inorgánicos en las plantas 520
El suelo 521
Ensayo: El ciclo del agua 524
Ciclos de los nutrientes 525
El nitrógeno y el ciclo del nitrógeno 525
Ensayo: Micorrizas y nutrición de las plantas 526
Ensayo: Plantas carnívoras 529
El ciclo del fósforo 535
Efectos de las actividades humanas en los ciclos de los nutrientes 536
Suelos y agricultura 536
Ensayo: Abono de mezcla (compost) 537
Investigación de la nutrición de las plantas 537
Resumen 540

CAPÍTULO 27
El movimiento del agua y los solutos en las plantas 541

Movimiento del agua a través del cuerpo de la planta 541
Movimiento de nutrientes inorgánicos a través del cuerpo de la planta 551
Translocación: El movimiento de sustancias en el floema 553
Ensayo: Marcadores radiactivos y autorradiografía en la investigación de las plantas 555
Resumen 558
Sugerencias para lecturas posteriores 558

SECCIÓN 8
Evolución 561

CAPÍTULO 28
El proceso de la evolución 563

El comportamiento de los genes en las poblaciones 563
Respuesta a la selección 567
Ensayo: Reproducción vegetativa: Algunos caminos y recursos 570

La divergencia de las poblaciones 572
Ecotipo y variación clinal 572
El papel evolutivo de la hibridación 575
Ensayo: Radiación adaptativa de la subtribu Madiinae (Asteraceae) en Hawaii 576
Origen de los principales grupos de organismos 581
Resumen 582
Sugerencias para lecturas adicionales 583

CAPÍTULO 29
La evolución de las plantas con flores 584

El origen de las angiospermas 584
La evolución de la flor 590
Ensayo: Las angiospermas primitivas y sus flores 592
Ensayo: Autoincompatibilidad genética 598
La diversidad de los frutos 611
Convolución bioquímica 616
Resumen 619
Sugerencias para lecturas posteriores 620

CAPÍTULO 30
Las plantas y el hombre 621

La revolución agrícola 622
Ensayo: El origen del maíz 628
El crecimiento de la población humana 632
La agricultura en el futuro 635
Ensayo: La conservación de las plantas 647
Resumen 648
Sugerencias para lecturas posteriores 648

SECCIÓN 9
Ecología 651

CAPÍTULO 31
Dinámica de las comunidades y los ecosistemas 653

Interacciones entre organismos 653
Ensayo: Los plaguicidas y el ecosistema 660
Ciclo de nutrientes 661
Niveles tróficos 662
Ensayo: Defensas vegetales en las solanáceas 663
Desarrollo de las comunidades y los ecosistemas 666
Resumen 670

CAPÍTULO 32
Los biomas 671

La vida sobre la tierra 671
Pluviisilvas 675
Ensayo: Alexander von Humboldt 676
Ensayo: Polinización de plantas tropicales por roedores 678
Sabanas y bosques caducifolios tropicales 679
Desiertos 681
Praderas 685
Bosques templados caducifolios 690
Bosques templados mixtos y de coníferas 691
Matorral mediterráneo 692
Taiga 693
Tundra ártica 695
Resumen 696
Sugerencias para lecturas adicionales 697

APÉNDICE A
Fundamentos de química 699

Átomos 699
Enlaces y moléculas 703
Agua y enlaces por puentes de hidrógeno 706
El agua como disolvente 706
Ácidos y bases 707
Reacciones químicas 708

APÉNDICE B
Tabla métrica 712

Escala de conversión de temperaturas 713

APÉNDICE C
Clasificación de los organismos 715

APÉNDICE D
Eras geológicas 721

GLOSARIO 723

AGRADECIMIENTOS A LAS ILUSTRACIONES 747

ÍNDICE ALFABÉTICO 755

1·1
Toda la vida sobre la Tierra depende de la capacidad de las plantas para captarar la energía solar.

CAPÍTULO 1

Introducción a la Botánica

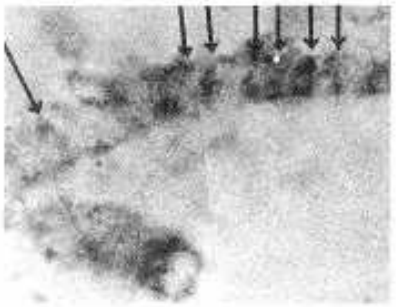
Cuando una partícula de luz incide sobre una molécula de clorofila, un electrón es lanzado a un nivel de energía más alto y desde allí es transferido a una molécula receptora, iniciándose un flujo de electrones. En una fracción de segundo, el electrón regresa a su estado energético inicial. Con muy pocas excepciones, toda la vida de este planeta depende de la energía conseguida momentáneamente por el electrón. El proceso mediante el cual parte de la energía cedida por el electrón en su regreso a su nivel energético original se convierte en energía química (energía en una forma utilizable por los sistemas vivos) se denomina fotosíntesis. La fotosíntesis es el nexo vital entre los mundos físico y biológico, o, como dijo el laureado Nobel Szent-Györgyi más poéticamente: "Lo que impulsa la vida es... una pequeña corriente, mantenida por la luz del sol."

Sólo unas pocas clases de organismos –las plantas, las algas y algunas bacterias– poseen clorofila, la cual puede, cuando está fijada a las membranas de una célula viva, llevar a cabo la fotosíntesis. Una vez que la energía luminosa es atrapada en forma química, pasa a ser disponible como una fuente de energía para todos los otros organismos, incluyendo a los seres humanos. Somos totalmente dependientes de la fotosíntesis, un proceso para el que las plantas están exquisitamente adaptadas.

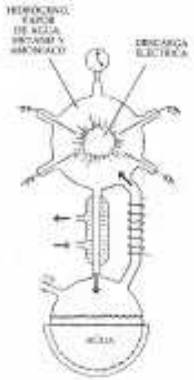
LA EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS

Como todos los otros seres vivos, las plantas tienen una larga historia evolutiva. El planeta Tierra –una acumulación de polvo y gases que gira en órbita alrededor de la estrella que es nuestro Sol– tiene aproximadamente 4500 millones de años. Los fósiles más antiguos que se conocen tienen alrededor de 3500 millones de años de antigüedad y consisten en varias clases de células pequeñas, relativamente simples (figura 1·2). Estos fósiles han sido encontrados en algunas de las rocas más antiguas de la Tierra.

Tal y como somos capaces de reconstruir los acontecimientos, estas primeras células se formaron por una



1-2
Los fósiles más antiguos conocidos, cadenas de bacterias procedentes de rocas antiguas en Australia, datadas de hace 3500 millones de años. Estos fósiles, en secciones ultrafinas para poder ser observados al microscopio electrónico de transmisión, tienen una estructura muy simple. Las flechas indican las paredes celulares entre las células individuales. Son aproximadamente 1000 millones de años posteriores a la formación de la Tierra, pero apenas existen rocas más antiguas en las cuales buscar evidencias anteriores de vida. Los organismos más complejos –aquellos que tienen organización celular eucariótica– no aparecieron hasta hace unos 1500 millones de años. Por lo tanto, durante al menos 2000 millones de años, las bacterias fueron las únicas formas de vida sobre la Tierra.



1-3
Stanley Miller, siendo un estudiante graduado en la Universidad de Chicago en la década de los 50, utilizó un aparato como el representado en la figura para simular las condiciones que creía habían existido en la primitiva Tierra. El metano y el amoníaco circulaban continuamente entre un "océano" inferior, que era calentado, y una "atmósfera" superior, a través de la cual se transmitía una descarga eléctrica. Al cabo de 24 horas, aproximadamente la mitad del carbono presente en un principio en el metano se había convertido en aminoácidos y otras moléculas orgánicas.

serie de sucesos fortuitos. Se cree que la atmósfera primitiva de la Tierra estaba formada principalmente por gases que habían sido expulsados por los numerosos volcanes de aquella época. Parece ser que esta atmósfera consistía sobre todo en nitrógeno gaseoso, además de importantes cantidades de dióxido de carbono y vapor de agua. Estas tres moléculas contienen los elementos químicos carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno, los cuales representan el 98 por ciento de la materia que se encuentra en los seres vivos actuales.

A través de una fina atmósfera, los rayos de sol golpeaban la áspera y desnuda superficie de la joven Tierra, bombardeándola con luz, calor y radiación ultravioleta. También parece que estaban presentes en la atmósfera primitiva moléculas de gases tales como sulfuro de hidrógeno, amoníaco y metano. En contraste, el oxígeno gaseoso, el cual representa en la actualidad el 21 por ciento de nuestra atmósfera, no se formó hasta que los seres vivos evolucionaron y comenzaron a realizar la fotosíntesis. Por tanto los primeros pasos en la evolución de la vida tuvieron lugar en una atmósfera *anaeróbia* (sin oxígeno).

Simultáneamente al enfriamiento y estabilización de la corteza terrestre ocurrieron violentas tormentas, acompañadas por rayos y por la emisión de energía eléctrica. Sustancias radiactivas terrestres emitían energía, y materiales fundidos y agua hirviendo surgían de debajo de la superficie de la Tierra. En este vasto crisol la energía separó los gases simples de la atmósfera y los transformó en moléculas mayores y más complicadas. La luz ultravioleta bañó la superficie de la Tierra, rompiendo estas moléculas y los gases, y provocando la formación de más moléculas nuevas.

De acuerdo con las hipótesis actuales, los compuestos que se formaron en la atmósfera primitiva tendieron a ser lavados por las lluvias torrenciales y fueron a parar a los océanos, los cuales crecieron al enfriarse la Tierra. Se han realizado experimentos con los mismos gases que se supone estaban presentes en la atmósfera primitiva y en condiciones que presumiblemente simulan las de aquellos tiempos (Figura 1-3). Bajo dichas condiciones experimentales se han formado moléculas orgánicas complejas similares a las que constituyen los bloques fundamentales de la vida. En la joven Tierra, los océanos se convirtieron cada vez más en una mezcla de tales moléculas orgánicas.

Algunas moléculas orgánicas tienen tendencia a agregarse en grupos. En los océanos primitivos estos grupos probablemente tomaron la forma de pequeñas gotas, similares a las que forma el aceite en el agua. Dichas gotas de moléculas orgánicas parecen haber sido las precursoras de las células primitivas, las primeras formas de vida.

De acuerdo con las teorías actuales, estas moléculas orgánicas también sirvieron como fuente de energía para las primeras formas de vida. Las células primitivas o estructuras similares a células eran capaces de utilizar estos abundantes compuestos para satisfacer sus requerimientos energéticos. Conforme evolucionaban y se volvían más complejas se fueron haciendo más capaces de controlar su propio destino. Al aumentar en complejidad adquirieron la capacidad de crecer, reproducirse y transmitir sus características a las siguientes generaciones.

Las células que satisfacen sus requerimientos energéticos consumiendo los compuestos orgánicos producidos por fuentes externas se denominan *heterótrofas* (del griego *héteros*, otros + *trophos*, que se alimenta). Un organismo heterótrofo es aquel que depende de una fuente externa de moléculas orgánicas para obtener su energía. Esta categoría de organismos incluye hoy en día a todos los seres vivos clasificados como animales u hongos (Figura 1-4) y muchos de los organismos unicelulares –la mayoría de bacterias y algunos protistas.

Cuando los heterótrofos primitivos incrementaron su número, empezaron a agotar las moléculas complejas de las cuales dependía su existencia –y que habían tardado millones de años en acumularse. Las moléculas orgánicas libres en disolución (no en el interior de las células) se volvieron cada vez más escasas, y empezó la competencia. Bajo la presión de esta competencia, las células que podían hacer un uso más eficiente de las limitadas fuentes de energía disponibles tuvieron más probabilidades de sobrevivir. Con el paso del tiempo, a la larga, se fueron eliminando lentamente las menos dotadas, y hubo células que evolucionaron de forma que fueron capaces de construir sus propias moléculas ricas en energía a partir de materia inorgánica. Tales organismos se llaman *autótrofos*, "autoalimentadores". Sin la evolución de estos primitivos autótrofos, la vida sobre la tierra habría llegado pronto a su fin.

Los autótrofos que tuvieron más éxito fueron aquellos que evolucionaron hacia un sistema que hacía uso directo de la energía solar, es decir, el proceso de la fotosíntesis (Figura 1-4). Los primeros organismos fotosintéticos, a pesar de su simplicidad en comparación con las plantas, eran mucho más complejos que los heterótrofos primitivos. Para capturar y usar la energía solar requerían un complejo sistema de pigmentos que pudiera captar y retener la energía de la luz y, conectado a este sistema, una vía de fijación de la energía en una molécula orgánica.

1-4
Un heterótrofo actual y un autótrofo fotosintético. (a) Un hongo, Coprinus atramentarius, creciendo en el suelo de un bosque de California. Coprinus, que, como los otros hongos, absorbe sus alimentos (con frecuencia a partir de otros organismos), es heterótrofo. (b) Trillium grandiflorum, una de las primeras plantas que florecen en primavera en los bosques caducifolios del este y del medioeste de Norteamérica. Al igual que la mayoría de las plantas vasculares, esta está enraizada al suelo; la fotosíntesis tiene lugar sobre todo en las hojas de este organismo autótrofo. Las flores se producen en condiciones de buena iluminación, antes de que aparezcan las hojas en los árboles circundantes. Las partes subterráneas de la planta (rizomas) viven muchos años y se extienden produciendo vegetativamente nuevas plantas bajo la gruesa capa de hojas caídas y otros materiales orgánicos del suelo forestal. Estas plantas también se reproducen mediante semillas que son dispersadas por hormigas.

Se ha encontrado evidencia de las actividades de organismos fotosintéticos en rocas de 3400 millones de años, aproximadamente 100 millones de años después de la primera evidencia fósil de vida sobre la Tierra. Sin embargo, podemos estar casi seguros de que tanto la vida como los organismos fotosintéticos evolucionaron considerablemente antes de lo que las evidencias parecen sugerir. Además, parece no haber duda de que los seres heterótrofos se desarrollaron antes que los autótrofos. Con la llegada de los autótrofos, el flujo de energía en la biosfera adquirió su forma moderna: radiaciones de energía canalizadas a través de los seres autótrofos fotosintetizadores hacia todas las otras formas de vida.

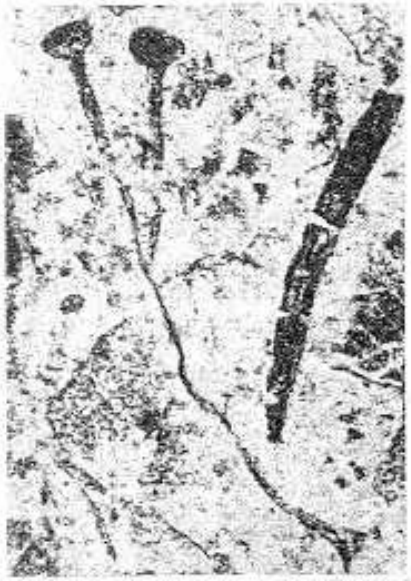
La fotosíntesis y la evolución del oxígeno atmosférico

Cuando aumentó el número de organismos fotosintéticos, éstos cambiaron la faz de la Tierra. Esta revolución biológica se debió a uno de los procesos más eficientes de la fotosíntesis —el sistema empleado por casi todos los seres autótrofos—, el cual implica la escisión de la molécula de agua (H_2O) y la liberación de su oxígeno. Por lo tanto, como consecuencia de la fotosíntesis, la cantidad total de oxígeno gaseoso (O_2) en la atmósfera aumentó. Esto tuvo dos importantes consecuencias.

En primer lugar, algunas de las moléculas de oxígeno de la capa externa de la atmósfera se convirtieron en moléculas de ozono (O_3). Cuando hay una cantidad suficiente de moléculas de ozono en la atmósfera, éstas filtran los rayos ultravioletas —radiación altamente destructiva para los seres vivos— de la radiación solar que llega a la Tierra. Desde hace aproximadamente 430 millones de años los organismos, protegidos por la capa de ozono, pueden sobrevivir en las capas superficiales del agua y sobre la tierra.

En segundo lugar, el aumento del oxígeno libre abrió el camino a una utilización más eficiente de las moléculas orgánicas ricas en energía formadas a partir de la fotosíntesis —permitió a los organismos romper estas moléculas por medio de la respiración. Tal y como se comenta en el Capítulo 6, la respiración produce mucha más energía de la que puede ser obtenida por cualquier proceso anaerobio.

Antes de que la atmósfera se convirtiera en aerobia, las únicas células que existían eran procariotas —células sencillas que carecían de envolturas nucleares y que no tenían su material genético organizado en cromosomas complejos. Otra denominación para los organismos procariotas es el de "bacterias", y todas las clases de organismos que existían sobre la Tierra antes de aproximadamente 1500 millones de años eran bacterias, unas heterótrofas y otras autótrofas. De acuerdo con el registro fósil, el aumento del oxígeno libre hasta un nivel relativamente abundante estuvo acompañado por la aparición de células *eucariotas* —células que tienen envueltas celulares, cromosomas complejos y orgánulos limitados por membranas. Los organismos eucariotas, cuyas células individuales son en general mucho mayores que las de las bacterias, aparecieron hace aproximadamente 1500 millones de años y llegaron a consolidarse y a diversificarse hace 1000 millones de años. Todos los sistemas vivos, excepto las bacterias, están formados por una o más células eucariotas.



1 mm

1-5
Un fósil de Cooksonia, *una de las plantas más antiguas y simples que se conoce, del Silúrico superior (hace unos 410-400 millones de años). Cooksonia consistía en poco más de un eje ramificado con esporangios terminales o estructuras productoras de esporas.*
La línea recta que se ve bajo estas microfotografías y las siguientes da una referencia del tamaño: un milímetro, abreviado mm, es 1/10 de centímetro. El mismo sistema se emplea para indicar distancias en un mapa de carreteras.

El mar y la costa

Al principio de la historia evolutiva, los principales organismos fotosintéticos eran células microscópicas que flotaban en las aguas iluminadas por el sol. La energía, así como el carbono, el hidrógeno y el oxígeno, abundaban, pero al multiplicarse las colonias de células pronto agotaron los recursos minerales del océano abierto. (Esta escasez de minerales esenciales es el factor limitante en cualquiera de los modernos planes para el cultivo de los mares.) En consecuencia, la vida comenzó a desarrollarse en mayor abundancia hacia las costas, donde las aguas eran más ricas en nitratos y minerales arrastrados desde las montañas por los ríos y arroyos y lavadas de las costas por el continuo oleaje.

Las costas rocosas presentaban un ambiente mucho más complejo que el mar abierto, y, en respuesta a estas presiones evolutivas, los organismos vivos se fueron convirtiendo progresivamente más diversificados y complejos en estructura. Hace no menos de 630 millones de años evolucionaron organismos en los que muchas células se juntaron formando cuerpos multicelulares integrados (Figura 1-5). En estos organismos primitivos vemos las fases iniciales en la evolución de las plantas, los hongos y los animales. Es mucho más fácil detectar los fósiles de organismos multicelulares que los de organismos simples; por lo tanto, la historia de la vida sobre la Tierra está mucho mejor documentada desde el momento de su primera aparición.

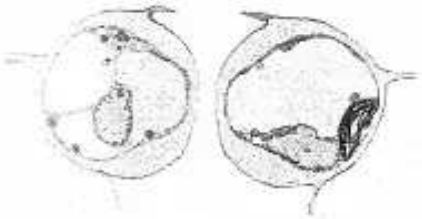
En la turbulenta costa, los organismos fotosintéticos multicelulares fueron más aptos para mantener su posición contra la acción de las olas, y, frente al desafío de la costa rocosa, desarrollaron nuevas formas. Típicamente, desarrollaron paredes celulares de soporte relativamente fuertes y estructuras especializadas para anclar sus cuerpos sobre las superficies rocosas (Figura 1-6). Cuando estos organismos aumentaron de tamaño, se encontraron con el problema de cómo suministrar alimento a las partes de su cuerpo más sumergidas y pobremente iluminadas, donde no tenía lugar la fotosíntesis. Como resultado de estas nuevas presiones, aparecieron tejidos conductores de alimentos que se formaron en el centro de sus cuerpos y que conectaron las partes superiores fotosintetizadoras con las estructuras inferiores no fotosintetizadoras.

1-6
Organismos fotosintéticos pluricelulares se fijaron a las costas rocosas en algunas fases iniciales de su evolución. Estas masas de algas, vistas con la marea baja en las rocas de Bodega Head, al norte de San Francisco, son algas pardas (Phaeophyta), un grupo en el cual la organización pluricelular evolucionó independientemente de otros grupos de organismos.

La transición hacia la tierra

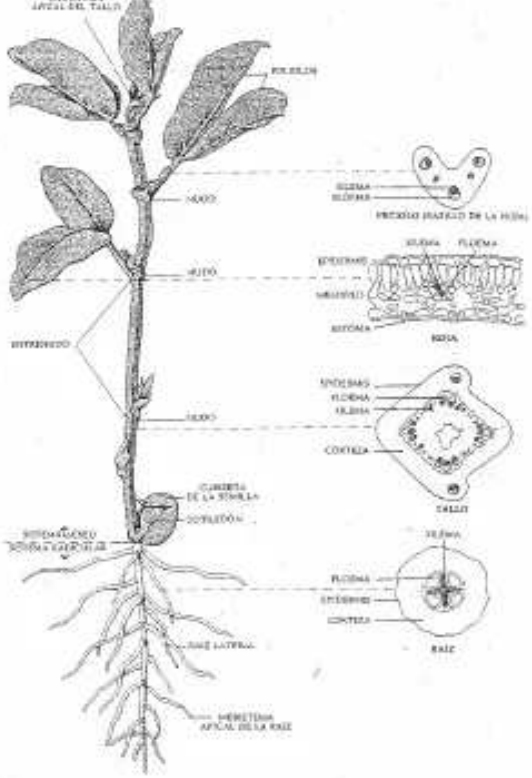
El cuerpo de las plantas que nos son familiares puede ser mejor comprendiendo en términos de una larga historia evolutiva, y en particular, en términos de las presiones evolutivas que implicó la transición hacia la tierra firme. Los requerimientos de un organismo fotosintetizador son relativamente simples: luz, agua, dióxido de carbono para la fotosíntesis, oxígeno para la respiración, y unos pocos minerales, o iones inorgánicos. Sobre la tierra firme, la luz es abundante, así como el oxígeno y el dióxido de carbono —ambos circulan con mayor facilidad en el aire que en el agua— y el suelo es generalmente rico en iones inorgánicos. El factor crítico, pues, para la transición a la tierra firme es el agua.

Los animales terrestres, en términos generales, son móviles y, por lo tanto, capaces de buscar agua del mismo modo que buscan alimentos. Los hongos, a pesar de ser inmóviles, permanecen fundamentalmente bajo la superficie del suelo o en el interior de cualquier material orgánico húmedo del cual pueden alimentarse. Las plantas utilizan una estrategia evolutiva alternativa. Las *raíces* fijan la planta al suelo y recogen el agua necesaria para el mantenimiento del cuerpo de la planta y para la fotosíntesis, mientras que los *tallos* proveen



1-7
Sección transversal de un estoma maduro de hoja de remolacha (Beta vulgaris). Los estomas, o pequeñas aberturas, en las partes aéreas de la planta están regulados por las células oclusivas que limitan el estoma. Cada estoma está rodeado por dos células oclusivas.

1-6
Esquema de una planta joven de haba (Vicia faba) que muestra los órganos principales y los tejidos de una planta vascular actual. Los órganos (raíz, tallo y hoja) están formados por tejidos, que son grupos de células con estructura y funciones diferentes. En su conjunto, las raíces constituyen el sistema radicular, y los tallos y las hojas forman el sistema aéreo de la planta. En la gran mayoría de las plantas vasculares el sistema aéreo se halla por encima de la superficie del suelo, y el sistema radicular por debajo. A diferencia de las raíces, los tallos están divididos en nudos y entrenudos. El nudo es la parte del tallo en la cual se inserta una o más hojas, y el entrenudo es la parte del tallo entre dos nudos sucesivos. (En las plantas de haba, las primeras hojas están divididas en dos folíolos cada una.) Las yemas (tallos embrionarios) se forman normalmente en las axilas (ángulo superior entre el tallo y la hoja de las hojas. Las raíces laterales crecen desde los tejidos internos de las raíces. Los tejidos vasculares –xilema y floema– aparecen juntos y forman un sistema vascular continuo a través de toda la planta. (El tejido vascular de las hojas está especializado en la fotosíntesis.



del soporte necesario para los principales órganos fotosintetizadores, las hojas. Una corriente continua de agua circula desde los pelos radicales, a través de las raíces y los tallos, hasta llegar a las hojas. Todas las partes aéreas de la planta que están en definitiva relacionadas con la fotosíntesis están recubiertas por una cutícula cérea que dificulta la pérdida de agua. Sin embargo, la cutícula también tiende a impedir el intercambio necesario de gases entre la planta y el aire que la rodea. La solución a este dilema se encuentra en aberturas especializadas llamadas *estomas* que se abren y cierran en respuesta a señales ambientales y fisiológicas y, por lo tanto, ayudan al mantenimiento de un balance entre las pérdidas de agua y los requerimientos de oxígeno y dióxido de carbono de la planta (Figura 1-7).

En las plantas jóvenes y en aquellas que completan su ciclo en un año (anuales) el tallo es también un órgano fotosintético. En las plantas de vida larga (perennes) el tallo se puede engrosar, endurecer y cubrir de una corteza que, al igual que la cutícula, dificulta las pérdidas de agua. En ambos casos el tallo sirve para conducir, vía el *sistema vascular* (sistema conductor), una gran variedad de sustancias entre las partes fotosintéticas y no fotosintéticas de la planta. El sistema vascular tiene dos componentes primordiales: el *xilema*, a través del cual el agua circula hacia arriba a través de la planta, y el *floema*, por el cual las sustan-

cias nutritivas van desde las hojas y en otras partes fotosintéticas son distribuidas por toda la planta. Este eficiente sistema conductor es el que ha dado su nombre al principal grupo de plantas –las plantas vasculares.

Las plantas, a diferencia de los animales, continúan creciendo a lo largo de toda su vida. Todo el crecimiento de las plantas se origina en los *meristemas*: regiones localizadas de tejidos embrionarios permanentes. Los meristemas localizados en los extremos de todas las raíces y tallos (*meristemas apicales*) están relacionados con la extensión de la planta. Así, las raíces logran alcanzar continuamente nuevas fuentes de agua y minerales, y las regiones fotosintéticas se extienden permanentemente hacia la luz. El tipo de crecimiento que se origina a partir de los meristemas apicales se denomina *crecimiento primario*. El *crecimiento secundario*, responsable del engrosamiento de los tallos, ramas, y raíces, se origina a partir de dos meristemas laterales: el *cambium vascular* y el *cambium cortical*.

Las plantas también tuvieron que afrontar nuevos retos para lograr reproducirse sobre la tierra firme. Estos retos fueron afrontados en un comienzo mediante esporas resistentes a la sequía y más tarde a través de estructuras pluricelulares complejas que contenían a los gametos o células reproductivas. En las plantas con semillas (que incluyen a casi todas las plantas que nos son familiares excepto los helechos, los musgos y las hepáticas), los embriones están dentro de envolturas especializadas provistas por el progenitor. Allí permanecen protegidos contra la sequía y los depredadores.

En resumen, las plantas vasculares (Figura 1-8) se caracterizan por un sistema radicular que sirve para fijar la planta en el suelo y absorber agua y iones inorgánicos del suelo; un tallo o tronco que eleva las partes fotosintéticas de la planta hacia su fuente de energía, el sol; y unas hojas, órganos fotosintéticos altamente especializados. Las raíces, los troncos y las hojas están interconectadas a través de un complicado y eficiente sistema de transporte de agua y alimentos. Las células reproductoras de las plantas se hallan dentro de estructuras pluricelulares, y en las plantas con semillas los embriones están protegidos por cubiertas resistentes. Todas estas características son adaptaciones a una existencia fotosintética sobre la tierra.

LA EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES

La invasión de la tierra por parte de las plantas cambió el aspecto de los continentes. Hoy en día, si miramos desde un avión alguna de las grandes extensiones desérticas de la tierra o una de sus cadenas montañosas, es posible hacerse una idea del aspecto del mundo antes de la aparición de las plantas. Sin embargo, incluso en estas regiones, el viajero que va por tierra encontrará una asombrosa variedad de plantas interrumpiendo las superficies de roca y arena. En aquellas partes del mundo donde el clima es más templado y las lluvias más frecuentes, las comunidades vegetales dominan el terreno y determinan su carácter. De hecho, en sentido amplio, ellos son el terreno. Selva, prados, bosques, praderas, tundra –cada una de estas palabras trae a la memoria la imagen de un paisaje (ver Figura 1-9)–. Los principales rasgos de cada paisaje lo constituyen sus plantas, de forma que en nuestra imaginaria selva nos sentimos dentro de una catedral verdeoscura, o pisando una alfombra de flores que tapiza el suelo de los prados, o perdiendo nuestra mirada en el infinito al ver moverse en nuestra imaginación las olas doradas de la pradera. Solo cuando describimos estos biomas (comunidades naturales de gran extensión, caracterizadas por grupos de plantas y animales característicos y dependientes de las condiciones climáticas) en términos de árboles, arbustos y hierbas es cuando podemos completarlos con otros elementos, tales como ciervos, antílopes, conejos o lobos.

¿De qué manera comenzaron a existir estas vastas comunidades vegetales que, como hemos visto, llegan a tener una escala continental? De alguna manera podemos trazar la evolución de las diferentes clases de plantas y animales que las pueblan. Sin embargo, incluso con el nivel de conocimientos actuales, tan sólo hemos empezado a vislumbrar de lejos las complejas pautas del desarrollo, a través del tiempo, del conjunto del sistema de organismos que componen estas variadas comunidades. Dichas comunidades, junto con el ambiente abiótico del cual son una parte, se denominan sistemas ecológicos o *ecosistemas*. Los ecosistemas serán tratados más adelante con mayor detalle. Por ahora es suficiente considerar que un ecosistema es un tipo de entidad colectiva constituida por individuos transitorios. Algunos de estos individuos, los árboles más grandes, viven incluso hasta varios miles de años; otros, los microorganismos, tan sólo unas pocas horas o incluso minutos. El ecosistema como unidad tiende a ser notablemente estable (aunque no estático): cuando está en equilibrio, no cambia en siglos. Nuestros nietos algún día pasearán por un sendero del bosque que ya había sido seguido por nuestros bisabuelos, y donde ellos vieron un pino, una zarza, un ratón silvestre, una mata de arándano o un ginkgo, estos jóvenes, si el bosque todavía existe, verán más o menos el mismo tipo de plantas y animales y en el mismo número.

Un ecosistema funciona como una unidad integrada, a pesar de que muchos organismos del sistema compiten por los recursos. Virtualmente, cada objeto viviente, incluso las bacterias más pequeñas o las esporas fúngicas, proporciona una fuente de alimentos para algún otro ser vivo. Así, la energía capturada por las plantas verdes es transferida de forma regular a través de toda una serie de diferentes tipos de organismos antes de que se disipe. Además, las interacciones entre organismos, y entre organismos y ambiente abiótico, producen un ciclo bien definido de elementos como el nitrógeno y el fósforo. La energía debe ser incorporada constantemente al ecosistema, pero los elementos se reciclan a través de los organismos, vuelven al suelo, se descomponen por la acción de las bacterias y los hongos del suelo, y son reciclados. Estas transferencias de energía y el ciclo de los elementos implican toda una secuencia de acontecimientos, y en esta secuencia cada grupo de organismos tiene una función altamente específica. Como consecuencia, es imposible cambiar un solo elemento de un ecosistema sin correr el riesgo

de destruir el equilibrio del cual depende su estabilidad.

La producción de prácticamente todos los ecosistemas se basa en las plantas, las algas y las bacterias fotosintéticas que por sí solas tienen la capacidad de

nes de años) tendría lugar medio minuto antes del final del día. Pero los hombres han cambiado la superficie del planeta más que ningún otro animal –y casi tanto como las plantas que invadieron la tierra firme–, modelando la biosfera de acuerdo con sus propias ne-

(a)

(b)

(c)

(d)

1-9
Estas imágenes sugieren algunas de las muchas comunidades biológicas que pueden encontrarse sobre la Tierra. (a) La selva tropical, en la fotografía corresponde a Trinidad, es el bioma más rico y diverso de la Tierra. Al menos dos tercios de todas las especies vivas en los trópicos, donde una sola hectárea puede contener tantas especies de árboles como todos los Estados Unidos y Canadá (aproximadamente 700). (b) El bosque templado caducifolio, que cubre la mayor parte del este de Estados Unidos y el sudeste de Canadá, está dominado por árboles que pierden sus hojas en los fríos inviernos. Aquí, a principio de primavera, los árboles son de un color verde tierno y brillante. (c) Las sabanas son biomas tropicales caracterizados por una marcada estación seca. En África, tal y como se ve aquí en el famoso cráter del Ngorongoro de Tanzania, están habitados por inmensos rebaños de mamíferos herbívoros, como estos ñus. El árbol es una Euphorbia. (d) Los climas mediterráneos son raros a escala mundial. Se caracterizan por unos inviernos fríos y húmedos, durante los cuales las plantas crecen, y unos veranos secos y cálidos en los cuales permanecen inactivas. En el extremo oeste del desierto de Mojave en California, cerca de Lancaster, el desierto se recubre de amapolas de California y de otras plantas herbáceas que florecen en climas de este tipo.

capturar la energía del sol y manufacturar las moléculas orgánicas que ellas y todos los otros tipos de organismos necesitan para la vida. Existen aproximadamente medio millón de tipos de organismos capaces de fotosintetizar, y al menos ocho o diez veces más de organismos heterótrofos que son completamente dependientes de los fotosintetizadores. Para los animales, incluidos los seres humanos, existen muchas moléculas (aminoácidos esenciales, vitaminas y minerales) que tan sólo pueden ser obtenidas por medio de las plantas u otros organismos fotosintéticos. Además, el oxígeno liberado a la atmósfera por dichos organismos hace posible la vida sobre la superficie de la tierra y en las capas superficiales del océano. El oxígeno es necesario para las actividades metabólicas productoras de energía en la gran mayoría de organismos, incluyendo a los fotosintetizadores.

LA APARICIÓN DE LOS SERES HUMANOS

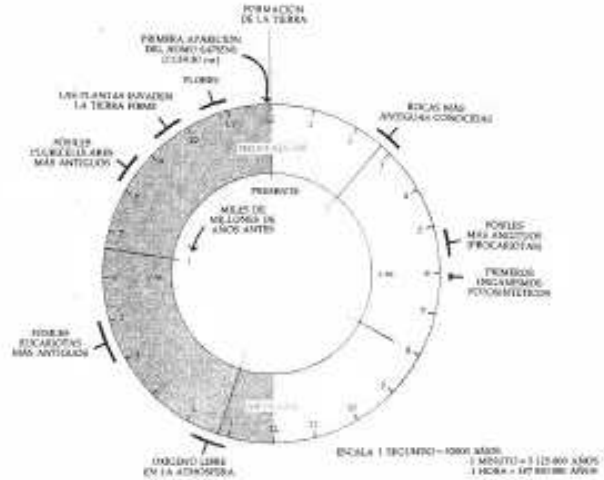
Los seres humanos son relativamente unos recién llegados al mundo de los organismos vivos (Figura 1-10). Si midiéramos toda la historia de la Tierra en una escala de 24 horas que empezara a medianoche, las células aparecerían en los mares cálidos antes del amanecer. Los primeros organismos pluricelulares no estarían presentes hasta después del atardecer, y la primera aparición del hombre (hace aproximadamente 2 millo-

necesidades, ambiciones, o locuras.

El desarrollo de la agricultura, iniciada al menos hace 11 000 años, hizo posible mantener un gran número de habitantes en pueblos y ciudades. Este desarrollo (considerado en detalle en el Capítulo 30) permitió la especialización y la diversificación de la cultura humana. Una de las características de esta cultura es que se contempla a sí misma y a la naturaleza de los otros seres vivos, incluyendo a las plantas. A la larga, la ciencia de la biología se desarrolló en las comunidades humanas que habían llegado a constituirse con la domesticación de las plantas. La parte de la biología que trata de las plantas y, por tradición, de las bacterias, los hongos y los protistas fotosintéticos (algas) se denomina *botánica*.

La ciencia de la Botánica

El estudio de las plantas se ha venido realizando desde hace miles de años, pero, al igual que otras ramas de la ciencia, se especializó y diversificó en los últimos trescientos años. Hasta hace poco más de un siglo, la botánica era una rama de la medicina, practicada por médicos como una distracción o como una especialización particular. Hoy en día, sin embargo, es una importante disciplina científica con muchas subdivisiones: *fisiología vegetal*, que trata del estudio de cómo funcionan las plantas, es decir, de cómo capturan y transforman la energía y de cómo crecen y se desarrollan; *morfología vegetal*, que estudia la forma de las plantas;



1-10
El reloj del tiempo biológico. La vida aparece relativamente pronto en la historia de la Tierra, antes de las 6 de la mañana, en una escala de 24 horas. Los primeros organismos pluricelulares no aparecen hasta el atardecer de este día de 24 horas, y el Homo sapiens es un recién llegado de última hora –menos de un minuto antes de medianoche.

anatomía vegetal, que estudia su estructura interna; *clasificación vegetal*, también llamada taxonomía o sistemática, que trata de la nomenclatura y clasificación de las plantas; y otros muchos campos especializados, como citología (el estudio de las células), genética (el

animales. A pesar de que no contemplamos a las algas, los hongos, las bacterias o los virus como plantas, ni nos referimos a ellos como tales en este libro, se incluyen aquí por tradición, y debido a que normalmente son considerados como una parte del curriculum botá-

centrará en una célula tan pequeña que no es visible para el ojo desnudo, vale la pena tener presentes estas ideas. Un conocimiento básico de las plantas es útil por sí mismo y es esencial en muchos campos de estudio, pero también es cada vez más importante para la futura

Las plantas, que evolucionaron a partir de las algas verdes, poseen una serie de características especializadas que les permiten adaptarse a la vida sobre la tierra firme. Éstas están mejor desarrolladas en los miembros del grupo más importante: las plantas vasculares. Entre estas características prode-

estudio de la herencia) y *ecología* (el estudio de las relaciones entre los organismos y su ambiente).

En tiempos pasados todos los organismos eran considerados ó bien plantas o bien animales, y los organismos microscópicos, conforme se descubrían, eran asignados a uno de los dos reinos. Los hongos se consideraban plantas, presumiblemente debido a que la mayoría de ellos no se movían y a que su forma de crecimiento es vagamente más similar al de las plantas verdes comunes que al de los animales. Las diferencias entre las bacterias y los demás seres vivos son mucho más importantes que las que separan a otros grupos de organismos, tal y como se explica en el siguiente capítulo y con mayor detalle en el Capítulo 11. Los virus (Capítulo 17) no son en realidad seres vivos, sino piezas del aparato genético de otros organismos: los virus se replican dirigiendo los procesos metabólicos de las células. Algunos virus derivaron originalmente de bacterias, otros probablemente de eucariotas.

Entre los eucariotas existen muchos tipos de organismos unicelulares que difieren mucho entre sí. Los eucariotas heterótrofos, que tradicionalmente se han llamado protozoos, han sido agrupados con los animales, mientras que los eucariotas autótrofos, tradicionalmente llamados algas, han sido agrupados con las plantas. Las interrelaciones entre los grupos autótrofos y heterótrofos son obvias para aquellos que los han estudiado con detalle; en realidad no representan líneas evolutivas diferentes. En la actualidad todos los organismos básicamente unicelulares (eucariotas) se agrupan en el reino Protista, el cual se trata con detalle en los Capítulos 14 y 15. Entre las algas, bastantes líneas evolutivas se han convertido en organismos pluricelulares: las algas verdes, las algas pardas y las algas rojas. Todas las plantas son pluricelulares, pero no están relacionadas directamente con las algas pluricelulares, excepto con las algas verdes de las cuales han evolucionado durante su invasión de la tierra firme. Debido a las características únicas de las plantas (organismos pluricelulares, terrestres, inmóviles, fotosintéticos) se reconocen como un reino distinto, aunque con una definición más restringida que la que se consideraba en el pasado.

Mientras que las plantas obtienen sus sustancias nutritivas a través de la fotosíntesis (unas pocas plantas han perdido excepcionalmente esta capacidad, pero derivan claramente de las otras), los animales ingieren su alimento, y los hongos (tratados en el Capítulo 13) lo absorben después de segregar enzimas y digerirlo externamente. Estas tres líneas pluricelulares se tratan cada una de ellas como un reino distinto dentro de los eucariotas, mientras que todos los demás eucariotas –un grupo muy diverso– son asignados al reino Protista.

Este libro incluye todos los organismos que tradicionalmente han sido estudiados por los botánicos: las plantas, así como las bacterias, los virus, los hongos, y los protistas autótrofos (algas). Tradicionalmente, el objeto de estudio de los zoólogos ha sido solamente los

nico, de igual forma que la botánica solía ser considerada como una parte de la medicina. La *virología*, la *bacteriología*, la *ficología* (el estudio de las algas) y la *micología* (el estudio de los hongos) son campos bien definidos en sí mismos, pero todavía permanecen, en un sentido amplio, dentro del campo de acción de la botánica.

La botánica y el futuro

En este capítulo hemos abarcado desde los comienzos de la vida en este planeta a la evolución de las plantas y los ecosistemas, y el desarrollo de la agricultura y la civilización. Estos temas generales son de interés para mucha gente además de los botánicos. Los urgentes esfuerzos de los botánicos y científicos agrícolas deberán alimentar el rápido crecimiento de la población de seres humanos, tal y como se trata en el Capítulo 30. Las plantas existentes ofrecen las mejores expectativas para proveer de fuentes de energía renovable para las actividades humanas, así como las plantas extinguidas han sido las responsables de la acumulación de gas, petróleo y carbón, de los cuales depende nuestra moderna civilización industrial. Incluso en un sentido más general, el papel de las plantas, junto al de las algas y las bacterias fotosintéticas requiere nuestra atención. Como productores del ecosistema global estos organismos son la ruta por la cual todos los otros seres vivos, incluyéndonos a nosotros, obtienen energía, oxígeno y muchas otras clases de materiales que son necesarios para continuar nuestra existencia. Como estudiantes de botánica, estáis en la mejor situación para apreciar las importantes consecuencias ecológicas y ambientales del momento presente, y mediante su comprensión, ayudar a construir un mundo mejor.

Durante los últimos años se han desarrollado nuevas posibilidades maravillosas para la utilización de las plantas por parte de la humanidad, como se discutirá a lo largo de todo este libro. En la actualidad es posible estimular el crecimiento de las plantas, detener las plagas, controlar las malas hierbas en los cultivos y formar híbridos entre plantas con mucha mayor precisión y más amplias posibilidades de lo que nunca antes había sido posible. El potencial de estos nuevos descubrimientos aumenta cada año que pasa, conforme se hacen nuevos descubrimientos y se desarrollan nuevas aplicaciones. Por ejemplo, los métodos de ingeniería genética (discutidos posteriormente en el Capítulo 30) hacen hoy en día posible, en principio, transferir genes naturales o sintéticos entre plantas y animales para producir determinadas características. Estos métodos, aplicados por primera vez en 1973, han sido la base de la inversión de miles de millones de dólares e incrementan las esperanzas en el futuro. Los descubrimientos que aún quedan por hacer sin duda superarán nuestros propios sueños e irán mucho más lejos de lo que en estos momentos somos capaces de realizar.

Al leer el Capítulo 2, en el cual nuestra atención se

elección de soluciones que puedan disminuir algunos de los problemas más cruciales de la sociedad. Nuestro propio futuro, en el mundo, y el futuro de todas las clases de plantas –como especies individuales y como componentes de los sistemas relacionados con la vida, en los cuales estamos todos implicados– depende de nuestros conocimientos. Por lo tanto este libro está dedicado no sólo a los botánicos del futuro, o a los profesores e investigadores, sino también a los ciudadanos informados, a los científicos y a los profanos, en cuyas manos descansan estas decisiones.

RESUMEN

Sólo unas pocas clases de organismos (plantas, algas y algunas bacterias) tienen la capacidad de capturar la energía del sol y fijarla en moléculas orgánicas mediante el proceso de la fotosíntesis. Prácticamente toda la vida de la Tierra depende, directa o indirectamente, de los productos de este proceso.

El planeta Tierra tiene aproximadamente 4500 millones de años. Se cree que al principio su atmósfera constaba fundamentalmente de gas nitrógeno, con relativamente importantes cantidades de vapor de agua y dióxido de carbono. Los cuatro elementos presentes en estos gases (carbono, hidrógeno, nitrógeno y oxígeno) constituyen aproximadamente el 98 por ciento de la materia encontrada en todos los seres vivos. En la turbulenta atmósfera primitiva los gases se combinaron espontáneamente para formar nuevas moléculas mayores. El oxígeno (que constituye en la actualidad el 21 por ciento de la atmósfera terrestre) estaba prácticamente ausente hasta que los organismos fotosintéticos comenzaron a producirlo en cantidad. Además, las radiaciones ultravioleta (actualmente en gran parte absorbidas por el ozono, O_3, que evita su llegada a la superficie de la Tierra) bombardeaban la superficie de la Tierra favoreciendo la síntesis de moléculas.

Los heterótrofos, organismos que se nutren de moléculas orgánicas o de otros organismos, fueron los primeros en evolucionar. Los fósiles conocidos más antiguos datan de hace 3500 millones de años. Los organismos autótrofos, los que pueden producir por sí mismos sus propios alimentos, aparecieron hace no menos de 3400 millones de años. Hasta hace aproximadamente 1500 millones de años, las bacterias –procariotas– eran los únicos organismos que existían. Los eucariotas, con células mucho más grandes y complejas, evolucionaron en aquel momento. Los eucariotas pluricelulares hicieron su aparición hace al menos 650 millones de años, y comenzaron a invadir la tierra firme hace aproximadamente 450 millones de años.

Las plantas son básicamente un grupo terrestre, una de las varias líneas evolutivas que constan total o casi totalmente de organismos pluricelulares. Los otros grupos principales son los hongos, que absorben sus alimentos, y los animales que los ingieren. Los organismos eucariotas unicelulares se sitúan en el reino Protista, junto a tres pequeños grupos de eucariotas pluricelulares –las algas rojas, pardas y verdes–. Todas estas seis líneas pluricelulares evolucionaron independientemente a partir de protistas unicelulares.

mos destacar una cutícula córnea, con unas aberturas especializadas, denominadas estomas, a través de las cuales tiene lugar el intercambio gaseoso; un sistema conductor eficaz, compuesto de xilema, a través del cual el agua y los nutrientes absorbidos pasan desde las raíces hasta los tallos y hojas, y de floema, que transporta los productos de la fotosíntesis a todas las partes de la planta. Las plantas aumentan en longitud mediante el crecimiento primario y en grosor mediante el secundario. Ambos tienen lugar en zonas de rápida división celular denominadas meristemas.

Al evolucionar, las plantas han constituido biomas: grandes conjuntos terrestres de plantas y animales. Los sistemas interrelacionados constituidos por los biomas y los ambientes abióticos que los acompañan se denominan ecosistemas. Los seres humanos, que aparecieron hace aproximadamente 2 millones de años, desarrollaron la agricultura hace al menos 11 000 años y posteriormente se han constituido en la fuerza ecológica dominante de la Tierra. Los seres humanos han utilizado sus conocimientos de las plantas para promover su propio desarrollo y continuarán haciéndolo cada vez más en el futuro.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS POSTERIORES

DICKERSON, R.: "Chemical Evolution and the Origin of Life", *Scientific American* 239(3): 62-78, September 1978.

Una narración excelente y concisa de los cambios químicos que se cree ocurrieron durante la evolución de la vida en la Tierra.

GROVES, DAVID I., JOHN S. R. DUNLOP, and ROGER ROCK: "An early Habitat of Life", *Scientific American* 254(4): 64-73, October 1981.

Una descripción muy clara de las tierras bajas inundadas por las mareas en Australia que pueden haber albergado microorganismos desde hace 3500 millones de años.

MARGULIS, LYNN: *Early Life*, Science Books International, Inc., Boston, 1982.

Un excelente escrito acerca de la evolución de la vida sobre la Tierra y su historia desde alrededor de los 3500 millones de años hasta aproximadamente 700 millones de años atrás; es de fácil lectura.

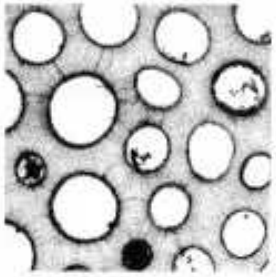
MEINE, DAVID, DAVID RAUP, JOHN BILLINGHAM, KARL NIKLAS, and KEVIN PADIAN (Eds.): *The Evolution of Complex and Higher Organisms*, National Aeronautics and Space Administration Special Publication SP-478, U.S. Government Printing Office, 1985.

Trata las huellas de la historia de la vida sobre la Tierra y el curso de su evolución; es informativo y actualizado acerca de las tendencias de las futuras investigaciones.

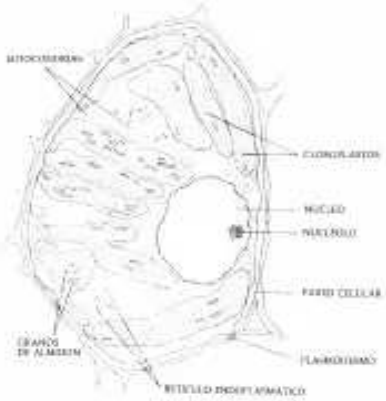
SCHOPF, J. WILLIAM: *Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution*, Princeton University Press, Princeton, N.J., 1983.*

Una colección espléndida de escritos que documentan la historia más antigua de la Tierra, antes de la evolución de las células eucarióticas.

* Disponible en encuadernación rústica.



C A P Í T U L O 2



2-1
A la izquierda sección de una célula vegetal vista al microscopio electrónico. En el dibujo superior se identifican algunos de los componentes celulares.
En particular, esta célula pertenece a la vaina vascular del maíz (Zea mays). El núcleo lugar de la información genética de la célula puede verse en la parte inferior derecha. Dentro del núcleo se ve un único nucleolo. Algunos cloroplastos (orgánulos implicados en la fotosíntesis) y mitocondrias (orgánulos implicados en la conversión de la materia orgánica en energía utilizable) también pueden verse en esta célula. Algunos cloroplastos contienen granos de almidón de apariencia brillante.

Introducción a la célula eucariota

Las células son las unidades estructurales y funcionales de la vida (Figura 2-1). Los organismos vivos más pequeños están formados por una única célula. Los mayores están compuestos por miles de millones de células, cada una de las cuales realiza una vida parcialmente independiente. La comprensión de que todos los organismos están constituidos por células ha sido uno de los mayores avances conceptuales en la historia de la biología porque representa una unificación de criterios para el estudio de los seres vivos. Estudiados a nivel celular, incluso los organismos más diferentes son claramente similares en su organización física y propiedades bioquímicas. La *teoría celular* fue formulada a principios del siglo diecinueve, antes de la presentación de la *teoría de la evolución* de Darwin, pero estos dos grandes conceptos de hecho están estrechamente vinculados. Las similitudes entre las células nos permiten hacer una rápida ojeada a la larga historia evolutiva que vincula a los organismos actuales, incluyendo a los vegetales y a nosotros mismos, con las primeras unidades celulares que tomaron forma en la Tierra hace miles de millones de años.

Hay muchas clases distintas de células. Dentro de nuestro propio cuerpo hay más de 100 tipos de células. En una cucharilla de té con agua de un estanque se pueden encontrar bastantes organismos unicelulares diferentes y, en un estanque entero, probablemente hay cientos de ellos claramente distintos. Los vegetales están compuestos por células que superficialmente son bastante distintas a las de nuestro propio cuerpo; los insectos tienen muchas clases de células que no se encuentran en los vegetales ni en los vertebrados. De este modo, una de las características más destacables de las células es su diversidad.

En segundo término, otra característica aún más notable de las células es su similitud. Cada célula viva es un recipiente y, al menos parcialmente, una unidad autosuficiente, ya que cada una de ellas está delimitada por una membrana externa –la membrana citoplasmática, o plasmalema (a menudo denominada simplemente membrana celular)– que controla la entrada y salida de materiales de la célula y hace posible que ésta se diferencie bioquímica y estructuralmente de aquéllas que la rodean. Dentro de la membrana se encuentra el

citoplasma que, en la mayoría de las células, incluye toda una variedad de pequeños cuerpos y de moléculas en disolución o en suspensión. Además, cada célula contiene DNA (ácido desoxirribonucleico) que codifica

ORIGEN DE LA TEORÍA CELULAR

la información genética (ver Capítulo 8), este código es el mismo para todos los organismos, ya sean bacterias, árboles o seres humanos.

PROCARIOTAS Y EUCARIOTAS

Fundamentalmente se pueden reconocer dos grupos distintos de organismos: los *procariotas* y los *eucariotas*. Estos términos derivan de la palabra griega *karyon*, que significa "corazón" (núcleo). El nombre *procariota* significa "antes de un núcleo", y *eucariota*, "con núcleo verdadero".

Las procariotas también son conocidos como bacterias; incluidas las cianobacterias o "algas azules" (ver Capítulo 11). Las células procariotas difieren principalmente de las eucariotas en que su DNA no está organizado en cromosomas –corpúsculos complejos en forma de fibra que contienen proteínas– ni se encuentra rodeado por una envoltura membranosa (Figura 2-2). Además, las bacterias no poseen estructuras membranosas especializadas que realicen funciones específicas.

Las células eucariotas están divididas en diferentes compartimentos que ejecutan distintas funciones (Figura 2-1). El DNA, combinado con proteínas, está localizado en los cromosomas y éstos se encuentran dentro de los límites del núcleo gracias a una doble membrana denominada envoltura nuclear. Las células eucariotas, en general, son mayores que las procariotas.

La compartimentación de las células eucariotas se efectúa mediante varios tipos de membrana, las cuales, cuando se observan con la ayuda de un microscopio electrónico, parecen claramente similares en varios organismos. Cuando estas membranas están convenientemente preparadas y teñidas poseen una apariencia triestratificada (Figura 2-3). Consisten en dos capas oscuras (cada una de 25 Å de grosor) separadas por una capa hialina de aproximadamente 35 Å de grosor. Para definir esta visión de la membrana triestratificada habitualmente se usa el término *unidad de membrana*.

LA CÉLULA VEGETAL

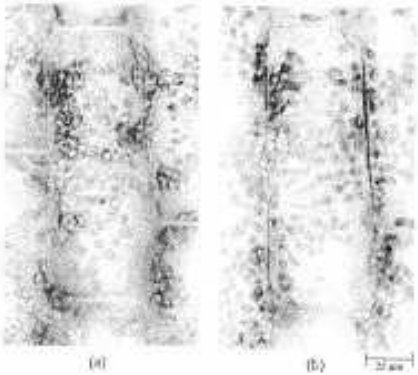
La célula vegetal está formada típicamente de una *pared celular* más o menos rígida y un *protoplasto*. El término *protoplasto* deriva de la palabra *protoplasma*, que se ha usado habitualmente para designar el contenido vivo de las células. Un protoplasto es el protoplasma de una célula individual en el caso de la célula vegetal, el conjunto del protoplasma dentro de la pared celular.

El protoplasto está formado por el *citoplasma* y el *núcleo* (ver Tabla 2-1). El citoplasma incluye distintas entidades u orgánulos (como los ribosomas, microtúbulos, plastos y mitocondrias), y sistemas de membranas (el retículo endoplasmático y los dictiosomas), cada uno de los cuales sólo puede verse en detalle con la ayuda de un microscopio electrónico. Además, el citoplasma incluye la matriz citoplasmática o *sustancia base*, en la cual dichos orgánulos y sistemas de membrana se hallan suspendidos. El citoplasma está delimitado de la pared celular por la *membrana citoplasmática* que es una unidad de membrana. En contraposición a la mayoría de las células animales, las células vegetales desarrollan dentro de su citoplasma una o más cavidades llenas de líquido, o *vacuolas*. La vacuola está delimitada por una unidad de membrana denominada *tonoplasto*.

En una célula vegetal viva, como la de la planta acuática *Elodea* (Figura 2-4), la matriz citoplasmática a menudo está en movimiento; los orgánulos, así como varias sustancias suspendidas en el plasma, pueden ser observados describiendo amplios círculos de un modo ordenado dentro de corrientes determinadas. Este movimiento se conoce como flujo citoplasmático o *ciclosis* y continúa a lo largo de toda la vida de la célula. Indudablemente la ciclosis facilita el intercambio de materiales dentro de la célula y entre ésta y su entorno; sin embargo, no se sabe si ésta es su función principal.

2-2
Escherichia coli, *una bacteria común que normalmente es un habitante inofensivo del aparato digestivo humano, es un ejemplo de célula procariota. Cada uno de estos organismos en forma de bastón posee una pared celular, una membrana citoplasmática y un citoplasma. Las dos células del centro están finalizando su división y todavía no se han separado completamente. El DNA se encuentra en la zona menos granulosa (el nucleoide) en el centro de cada una de ellas. La apariencia granulosa densa del citoplasma se debe a la presencia de numerosos ribosomas (orgánulos implicados en la síntesis proteica). Estos pequeños cuerpos sólo tienen 20 nanómetros de diámetro.*

2-3
A gran aumento, las membranas celulares tienen una apariencia triestratificada (oscuro-claro-oscuro), como se puede ver en las membranas citoplasmáticas (flechas) de cada cara de la pared común existente entre dos células endodérmicas de la hoja del helecho Vittaria guineensis. *Tales membranas se denominan unidad de membrana.*



2-4
Una célula de Elodea *(a) Superficie de la célula. (b) Centro de la célula. Las numerosas estructuras discoidales son cloroplastos localizados en el citoplasma a lo largo de la pared. En (a) los cloroplastos discoideos presentan un contorno circular. En (b) los cloroplastos tienen sus caras anchas frente a la superficie de la pared y por ello aparecen alargados. Observemos en (b) la ausencia de cloroplastos en el centro de la célula –esto es, dentro de la vacuola.*

En el siglo diecisiete, el físico inglés Robert Hooke, usando un microscopio construido por él mismo, observó que el sílber y otros tejidos vegetales están formados por pequeñas cavidades separadas por paredes. Denominó a estas cavidades "células", denotando su parecido a "pequeñas habitaciones". Sin embargo, ciento cincuenta años después la palabra no tiene este significado.

En 1838, Matthias Schleiden, un botánico alemán, llegó a la conclusión de que todos los tejidos vegetales están organizados en forma de células. Al año siguiente, el zoólogo Theodor Schwann extendió la observación de Schleiden a los tejidos animales y propuso la base celular de la vida. La teoría celular es de una importancia enorme para la biología porque hace énfasis en la similitud de todos los sistemas vivos y por lo tanto brinda la base para unificar una gran variedad de estudios que implican muchas clases de organismos diferentes.

En 1858, la teoría celular tomó un significado más amplio cuando el gran patólogo Rudolf Virchow generalizó que las células sólo pueden aparecer a partir de otras células preexistentes: "Donde existe una célula ha tenido que haber una célula preexistente, de la misma manera que el animal nace sólo de un animal y la planta sólo de una planta... A través de toda la serie de formas vivas, sea un animal entero o un organismo vegetal o sus partes componentes, allí rige una ley eterna de continuo desarrollo."

En la amplia perspectiva de la evolución, el concepto de Virchow toma incluso una mayor significación. Hay una continuidad ininterrumpida entre las células actuales –y los organismos que ellas componen– y las células primitivas que aparecieron por primera vez sobre la Tierra hace 3500 millones de años.

MEMBRANA CITOPLASMÁTICA

Entre las diversas membranas de la célula, la membrana citoplasmática es la que presenta de forma más evidente la disposición oscura-clara-oscura de unidad de membrana. Las invaginaciones (pliegues) de la membrana citoplasmática son comunes en las células vegetales y han recibido una gran diversidad de nombres.

La membrana citoplasmática tiene varias funciones importantes: (1) media en el transporte de sustancias hacia fuera o hacia dentro del protoplasto (ver Capítulo 4); (2) coordina la síntesis y el ensamblaje de las microfibrillas (celulosa) de la pared celular; y (3) descifra las señales hormonales y ambientales aplicadas en el control del crecimiento y diferenciación celulares.

NÚCLEO

El núcleo es, a menudo, la estructura más notable del citoplasma de las células eucariotas. El núcleo realiza dos importantes funciones: (1) controla la continua actividad de la célula determinando el tipo de moléculas proteicas a producir y el momento en que éstas deben ser sintetizadas, como veremos en el Capítulo 8;

(2) almacena la información genética, pasándola a las células hijas durante la división celular.

En las células eucariotas, el núcleo está rodeado por un par de unidades de membrana que reciben el nom-

mucho mayor en los organismos eucariotas que en las bacterias. En estas últimas, las moléculas de DNA habitualmente se encuentran libres en el citoplasma. En los eucariotas están organizadas en unidades mucho ma-

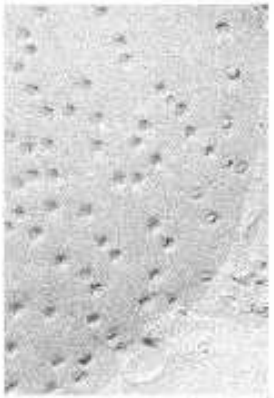
EXAMINANDO EL MUNDO MICROSCÓPICO

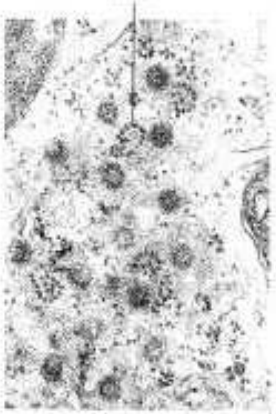
La mayoría de las células sólo pueden ser vistas con la

supuesto, que el alto poder de resolución del microscopio

bre de *envoltura nuclear*. La envoltura nuclear, si se observa con la ayuda de un microscopio electrónico, contiene un elevado número de poros circulares de 30 a 100 nanómetros de diámetro (ver Figura 2-5); las membranas externa e interna están unidas alrededor de cada poro formando el margen del mismo. Los poros no son simples agujeros de la envoltura; cada uno de ellos posee una estructura complicada. En algunos lugares la membrana externa de la envoltura es continua con el retículo endoplasmático. La envoltura nuclear puede ser considerada como una porción del retículo endoplasmático especializada y localmente diferenciada.

Si la célula se trata con técnicas especiales de tinción, podremos distinguir finas hebras y granos de *cromatina* en el *nucleoplasma* o sustancia base del núcleo. La cromatina está formada de DNA combinado con grandes cantidades de unas proteínas denominadas histonas. Durante el proceso de la división celular la cromatina se va condensando progresivamente hasta que adquiere la forma de los *cromosomas*. Recientemente se ha sugerido que los cromosomas (cromatina) del núcleo interfásico se hallan adheridos en uno o más lugares a la envoltura nuclear. Como sucede en las bacterias, la información hereditaria se encuentra en las moléculas de DNA. El contenido celular de DNA es





2-5
Poros nucleares observados (a) en una preparación de criofractura de la envoltura nuclear de una célula del ápice radical de la cebolla (Allium cepa). (b) y (c) en las micrografías electrónicas del núcleo de las células parenquimáticas de la criptógama vascular Selaginella kraussiana.

En (b) los poros se observan en visión superficial, mientras que en (c) se ven en sección (flechas). Observemos los polisomas (círculos de gránulos) en la superficie de la envoltura nuclear en (b) y el retículo endoplasmático rugoso paralelo a la envoltura nuclear en (c).

(parte central de la hoja) puede contener 40 o 50 cloroplastos; un milímetro cuadrado de hoja contiene alrededor de 500 000. Los cloroplastos se encuentran dispuestos en el citoplasma con su superficie ancha paralela a la pared celular, como muestra la Figura 5-6.

carotinoides se encuentran incrustados en las membranas tilacoidales.

Los cloroplastos de las algas verdes y de las plantas, a menudo contienen granos de almidón y gotículas

como una gran estructura. Formados en su mayor parte por proteínas, contiene también cerca de un 5 por ciento de RNA (ácido ribonucleico).

PLASTOS

Junto con las vacuolas y la pared celular, los plastos son componentes característicos de las células vegetales. Cada plasto está rodeado por una cubierta formada por dos unidades de membrana. Internamente el plasto está diferenciado en un sistema de membranas y en una sustancia base más o menos homogénea, el *estroma*. Los plastos maduros se clasifican según los tipos de pigmentos que contienen.

Los *cloroplastos*, donde tiene lugar la fotosíntesis (ver Capítulo 7), contienen pigmentos clorofílicos y carotinoides. En los vegetales, los cloroplastos tienen, habitualmente, forma de disco y miden entre 4 y 6 micrómetros de diámetro. Una simple célula del mesofilo

ayuda de un microscopio. Las unidades de medida utilizadas generalmente para describir las células son los micrómetros y los nanómetros (ver tabla). Sin ayuda, el ojo humano tiene un poder de resolución de cerca de 1/10 de milímetro o 100 micrómetros. Esto significa que si observamos dos líneas separadas entre sí por menos de 100 micrómetros, las veremos como una sola. De manera similar, dos puntos separados por menos de 100 micrómetros parecerán uno solo a simple vista. Para poder separar estructuras de tales tamaños deberemos usar instrumentos ópticos como los microscopios. El mejor microscopio óptico tiene un poder de resolución de 0,2 micrómetros, o cerca de 200 nanómetros, lo que significa 500 veces más que el ojo desnudo. Es teóricamente imposible construir un microscopio óptico que mejore esta cifra.

El problema del poder de resolución es distinto al del aumento: utilizando el mejor microscopio óptico, si tomamos una fotografía de dos líneas separadas por menos de 0,2 micrómetros, o 200 nanómetros, podremos aumentar la imagen indefinidamente, pero las líneas aparecerán siempre borrosas. Usando lentes más potentes podremos incrementar el aumento, pero no mejoraremos la resolución.

El microscopio electrónico de transmisión

Con el microscopio electrónico, el poder de resolución ha sido incrementado en 400 veces respecto al del microscopio óptico. Esto se ha llevado a cabo utilizando una "iluminación" de haces de electrones en vez de rayos de luz. En las mejores condiciones, el microscopio electrónico ofrece un poder de resolución de cerca de 0,5 nanómetros, aproximadamente 200 mil veces mayor que el del ojo humano. (Un átomo de hidrógeno tiene cerca de 0,1 nanómetros de diámetro.)

En un microscopio electrónico de transmisión, un haz de electrones que pasa a través de una muestra deja su impresión en una pantalla. Las áreas de la muestra que permiten la transmisión de más electrones, es decir, las regiones "transparentes a los electrones", aparecen de color brillante, y las áreas "densas a los electrones" aparecen oscuras.

El microscopio electrónico de transmisión tiene un gran inconveniente. Los electrones poseen una masa muy pequeña y deben viajar en el vacío: los haces de electrones sólo pueden pasar a través de muestras extremadamente finas. Al prepararlas para el microscopio electrónico, las muestras deben estar muertas y ser incrustadas en materiales duros para que puedan ser cortadas con los instrumentos especiales adecuados. Ello significa, por

electrónico sólo puede ser aplicado a objetos que ya no están vivos. También, a veces es difícil determinar qué tipo de cambios pueden producirse en el material durante su preparación.

Unos pocos tipos de células, la mayoría de los virus, y muchas de las estructuras del interior de las células sólo pueden ser observadas con la ayuda de un microscopio electrónico de transmisión. La Figura 2-1 es una de las muchas fotografías realizadas con microscopio electrónico de transmisión que se encuentran en este libro.

El microscopio electrónico de barrido

En un microscopio electrónico de barrido, los electrones cuyas impresiones quedan grabadas proceden de la superficie de la muestra. El haz de electrones se concentra dentro de una fina sonda que se utiliza para recorrer la muestra. Como resultado del bombardeo con electrones procedentes de la sonda, la muestra emite electrones secundarios de baja energía. Las variaciones en la superficie de la muestra alteran el número de electrones secundarios emitidos. Los agujeros y las fisuras despiden pocos electrones secundarios y por ello aparecen oscuros, en cambio el gran número de electrones secundarios que despiden las puntas y crestas hace que estas superficies aparezcan luminosas, produciendo el efecto de una imagen tridimensional. Los electrones dispersados a partir de la superficie, más algunos de los secundarios, son recogidos, amplificados y transmitidos a una pantalla en sincronía con la sonda de electrones. Las Figuras 2-10 y 2-16, como otras de este libro, han sido realizadas con la ayuda de un microscopio electrónico de barrido.

Medidas utilizadas en microscopía

1 centímetro (cm) = 1/100 metros

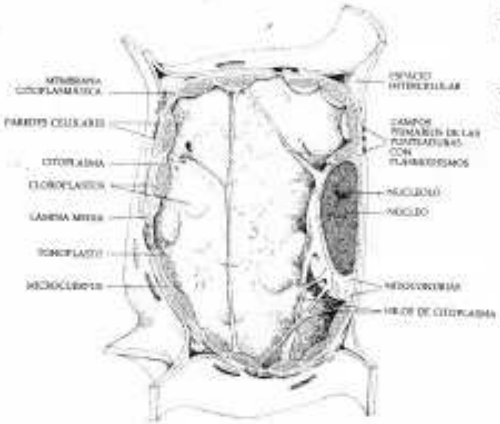
1 milímetro (mm) = 1/1000 metros = 1/10 cm

1 micrómetro (μm)* = 1/1 000 000 metros = 1/10 000 cm
1 nanómetro (nm) = 1/1 000 000 000 metros
= 1/10 000 000 cm
1 angstrom (Å) = 1/10 000 000 000 metros
= 1/1 000 000 000 cm
o
1 metro = 10^2 cm = 10^3 mm = 10^6 μm
= 10^9 nm = 10^{10} Å

* Habitualmente los micrómetros son conocidos como micras o micrones, indicados por la letra griega μ, que corresponde a la letra m en ese alfabeto y que se pronuncia "mu".

La estructura interna del cloroplasto es compleja (Figura 2-7). El estroma está atravesado por un complejo sistema de membranas en forma de sacos aplanados que se denominan *tilacoides*. Cada tilacoide es similar a la envoltura del plasto ya que está formado por dos membranas. Se cree que los tilacoides constituyen un sistema único e interconectado. Los cloroplastos se caracterizan, generalmente, por la presencia de *grana* (singular: granum) –pilas de tilacoides discoidales que parecen pilas de monedas–. Los tilacoides de los diferentes grana están conectados entre sí por otros tilacoides (los tilacoides estromáticos, o tilacoides integrana) que atraviesan el estroma. Los pigmentos clorofílicos y lipídicos (aceite). Los granos de almidón son productos de almacenaje temporal y se acumulan sólo cuando el alga o la planta fotosintetizan activamente (Figura 2-1). Pueden faltar en los cloroplastos de plantas guardadas en la oscuridad un mínimo de 24 horas pero reaparecen cuando la planta se vuelve a situar bajo la luz durante sólo 3 o 4 horas.

Los cloroplastos son orgánulos semiautónomos que en algunos aspectos recuerdan a las bacterias. Por ejemplo, los ribosomas de bacterias y cloroplastos son dos tercios del tamaño de los ribosomas eucarióticos. También la síntesis proteica de los ribosomas de bacterias y cloroplastos es inhibida por el cloramfenicol, una sustancia antibiótica que no afecta a los ribosomas



2-6
Diagrama tridimensional de una célula vegetal con cloroplastos. Los numerosos cloroplastos discoformes están localizados en el citoplasma a lo largo de la pared y tienen sus caras anchas enfrentadas a la superficie de la pared. La mayoría del volumen de esta célula está ocupado por la vacuola, que aquí está atravesada por finos hilos de citoplasma. En esta célula el núcleo está pegado a la pared junto con el citoplasma, aunque en algunas células puede aparecer suspendido en el centro de la vacuola por hilos de citoplasma y estar rodeado por una fina capa de éste.

Tabla 2-1 *Un inventario de los componentes de la célula vegetal*

Pared celular	Lámina media Pared primaria Pared secundaria Plasmodesmos	
Protoplasto	Núcleo	Envoltura nuclear Nucleoplasma Cromatina Nucleolo
	Citoplasma	Membrana citoplasmática Sustancia base (ennejado microtrabecular) Orgánulos rodeados por dos membranas: Plastos Mitocondrias Orgánulos rodeados de una membrana: Microcuerpos Vacuolas (tonoplasto) Sistema endomembranoso: Retículo endoplasmático Dictiosomas Vesículas Citoesqueleto: Microtúbulos Microfilamentos Ribosomas
Sustancias ergásticas*	Cristales Antocianinas Granos de almidón Taninos Grasas, aceites y ceras Cuerpos de proteína	

*Pueden encontrarse en la pared celular, en la sustancia base y/o en los orgánulos.

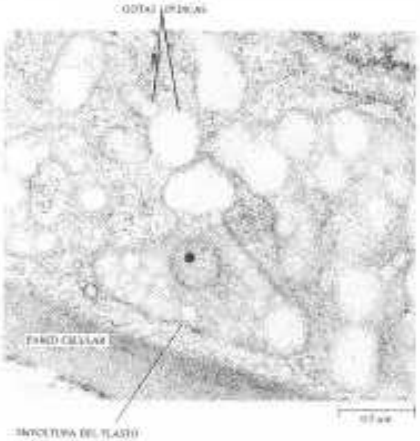
2-7
(a) Un cloroplasto de hoja de maíz (Zea mays). (b) Detalle que muestra los grana compuestos por pacaeles de tilacoides discoidales. Los tilacoides de los distintos grana están interconectados con otros tilacoides, comúnmente conocidos como tilacoides estromáticos.

eucarióticos. Además, las bacterias y los cloroplastos contienen uno o más nucleoides –zonas libres de grana que presentan hebras de DNA. El DNA del plasto está organizado de igual manera que el de la bacteria; no está rodeado por una membrana, no está asociado con histonas y usualmente presenta una forma circular.

El código genético del DNA del plasto se está estudiando actualmente en bastantes laboratorios. Los cloroplastos aislados tienen la capacidad de sintetizar RNA, aunque, como se discute en el Capítulo 8, usualmente sólo se lleva a cabo bajo la dirección del DNA cromosómico. La capacidad de formar cloroplastos y los pigmentos asociados a ellos es controlada por el DNA cromosómico que interactúa de una manera poco conocida con el DNA cloroplástico. Los cloroplastos, por consiguiente, no pueden formarse en ausencia de DNA cloroplástico.

Los cloroplastos pueden ser considerados como los orgánulos celulares más importantes, ya que son la fuente fundamental que satisface la mayoría de nuestras necesidades alimenticias y de combustibles. Los cloroplastos no son únicamente los puntos donde se realiza la fotosíntesis; están también implicados en la síntesis de los aminoácidos y de los ácidos grasos y constituyen un lugar de almacenaje temporal del almidón.

Los *cromoplastos* (del griego *chroma*, color) son plastos pigmentados (Figura 2-8). Éstos son de forma variable y carecen de clorofila pero sintetizan y retienen pigmentos carotinoides, que son a menudo responsables de los colores amarillo, naranja o rojo de muchas flores, hojas viejas (ver Capítulo 7), algunos frutos y algunas raíces. Los cromoplastos se pueden desarrollar a partir de cloroplastos por la desaparición de la clorofila y de la membrana interna y la acumulación de carotinoides, como ocurre en la maduración de muchos frutos. La función exacta de los cromoplastos no es



2-8
Cromoplastos de un pétalo de caléndula (Tagetes). Cada cromoplasto contiene numerosas gotas lipídicas que almacenan el pigmento responsable del color del pétalo.

bien conocida, aunque a veces actúan de atrayentes para los insectos y otros animales con los que han coevolucionado (ver Capítulo 29).

Los *leucoplastos* (Figura 2-9) son plastos sin pigmentos. Algunos de ellos sintetizan almidón (amiloplastos)

Figuras 2-10 y 2-11), pero otros se cree que son capaces de formar diversas sustancias, incluyendo aceites y proteínas. Cuando se exponen a la luz, los leucoplastos se pueden transformar en cloroplastos.

Los *proplastos* son pequeños plastos indiferenciados,

incoloros o de color verde pálido, que se encuentran en las células meristemáticas (en división) de las raíces y tallos. Son los precursores de otros plastos altamente diferenciados como los cloroplastos, los cromoplastos o los amiloplastos (Figura 2-12). Si el desarrollo de un proplasto a una forma altamente diferenciada es detenido por la ausencia de luz, entonces puede formar uno o más *cuerpos prolamelares*, cuerpos semicristalinos formados por membranas tubulares (Figura 2-13). Los plastos que contienen cuerpos prolamelares se denominan *etioplastos*. Durante el subsiguiente desarrollo en la luz de los etioplastos en cloroplastos, las membranas de los cuerpos prolamelares se transforman en tilacoides. Los etioplastos se forman en las células de las hojas de las plantas que crecen en la oscuridad. En la naturaleza los proplastidos de los embriones de las semillas primero se transforman en etioplastos; después, bajo la exposición a la luz, los etioplastos se transforman en cloroplastos. Cabe destacar la relativa facilidad con que los varios tipos de plastos pueden transformarse de un tipo a otro.

Los plastos se reproducen por fisión –dividiéndose en partes iguales– y en este aspecto también se parecen a las bacterias. En las células meristemáticas, la división de los proplastos tiene lugar a un ritmo parecido al de la división celular. En las células maduras, sin embargo, la gran proporción de la población final de plastos se debe a la división de los plastos maduros.

MITOCONDRIAS

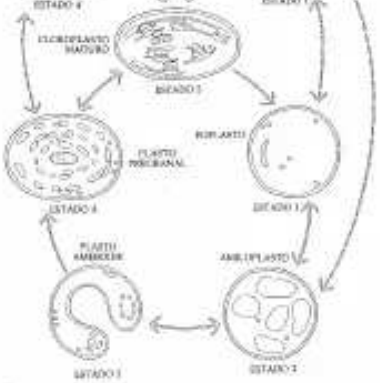
Como los cloroplastos, las mitocondrias están rodeadas por dos unidades de membrana (Figuras 2-14 y 2-15). La membrana interna está intensamente arrugada en pliegues, proyecciones de ella misma, denominados *crestas*, que incrementan enormemente la superficie utilizable por los enzimas y las reacciones asociadas con ellos. Las mitocondrias generalmente son más pequeñas que los plastos, midiendo cerca de medio micrómetro de diámetro, y son muy variables en longitud y forma. Por regla general, las mitocondrias son dificiles de ver con el microscopio óptico, pero son perfectamente observables con la ayuda de un microscopio electrónico.

En las mitocondrias tiene lugar la respiración, un proceso que implica la obtención de energía a partir de moléculas orgánicas y su conversión en moléculas de ATP (adenosín trifosfato), la fuente de energía principal de toda célula eucariota. (Estos procesos se discuten con profundidad en el Capítulo 6.) La mayoría de las células vegetales contienen cientos o miles de mitocondrias, el número de mitocondrias por célula está relacionado con la demanda de ATP por parte de la célula.

Con la ayuda de la fotografía rápida, las mitocondrias pueden observarse en continuo movimiento, girando, retorciéndose y moviéndose de un lado para otro de la célula; también se fusionan y dividen por fisión. Las mitocondrias tienden a congregarse donde se requiere energía. En las células cuya membrana citoplasmática es muy activa en el transporte de materiales dentro y fuera de la célula, se las puede observar alineadas a lo largo de la superficie de la membrana. En las algas unicelulares móviles las mitocondrias se encuentran amacimadas en la base de los flagelos, probablemente proveyendo energía para el movimiento del flagelo.

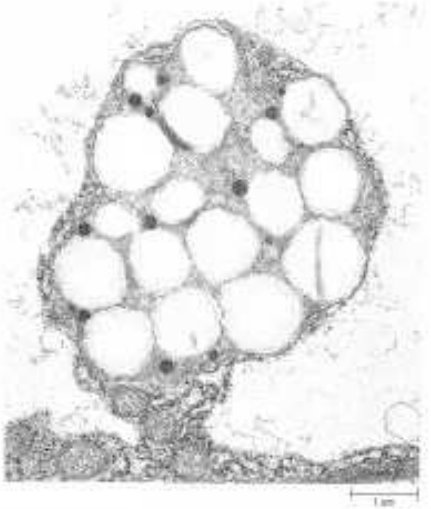
Las mitocondrias, como los plastos, son orgánulos semiautónomos, que contienen los componentes necesarios para la síntesis de algunas de sus propias proteínas. La membrana interna de la envoltura mitocondrial encierra un líquido matricial que contiene proteínas, RNA, hebras de DNA, ribosomas similares a los de las bacterias y varios solutos (sustancias en disolución). El DNA se encuentra formando moléculas circulares en una o más áreas claras, los nucleoides (Figura 2-14).

2-10
Micrografía realizada con microscopio electrónico de barrido mostrando granos de almidón esféricos y ovalados en una célula de patata (Solanum tuberosum). Los granos de almidón se forman en amiloplastos. Se forma un solo grano de almidón en cada amiloplasto.



2-12
Ciclo de desarrollo de un plasto según J.M. Whatley. Estados sucesivos en el desarrollo de un plasto. Estados 1-3: Los proplastos (es, "tempranos"), amiloplastos y plastos amiboides pueden agruparse en los llamados estados de proplastos no verdes. Estado 4: El plasto programal puede ser verde o no. En ausencia de luz, el estado programal puede estar representado por un etioplasto (estado 4'). Como se ha indicado, los cloroplastos (5') pueden formarse a partir de distintos tipos de plastos.

2-13
Etioplasto, con un cuerpo prolamelar semicristalino formado por membranas tubulares, en una célula de hoja de una planta que crece, en la oscuridad. Cuando la exponemos a la luz las membranas del cuerpo prolamelar se desarrollan en forma de tilacoides.



2-11
Amiloplasto aislado a partir de un saco embrionario de semilla de soja (Glycine max). Los cuerpos redondeados y claros son granos de almidón. Los pequeños cuerpos densos son gotas lipídicas.

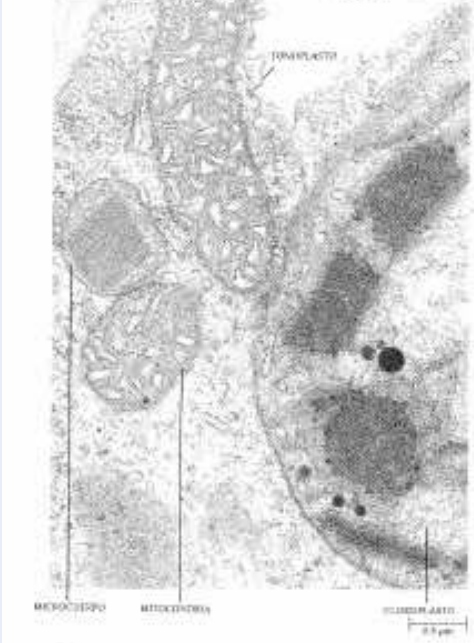
2-14
Mitocondria de una célula de hoja de espinaca (Spinacia oleracea) en sección se observan algunas hebras de DNA. La envoltura de la mitocondria está formada por dos membranas separadas. La membrana interna se repliega hacia dentro para formar las crestas, que están incluidas en un estroma denso. Los pequeños gránulos del estroma son ribosomas.

2-9
Leucoplastos amacimados alrededor del núcleo en las células epidérmicas de una hoja de Zebrina.

Origen evolutivo de las mitocondrias y los cloroplastos

Por la estrecha similitud entre las bacterias, las mitocondrias y los cloroplastos de las células eucariotas,

tamaño y se fusionan en una sola cuando la célula crece. En la célula madura, el 90 por ciento de su volumen puede estar ocupado por una vacuola, con el citoplasma reducido a una fina capa estrechamente



2-15
Orgánulos de una célula de hoja de tabaco (Nicotiana tabacum). El microcuerpo, con una gran inclusión cristalina y una membrana simple que lo rodea, puede compararse con las dos mitocondrias y el plasto rodeados por una doble membrana. La naturaleza doble de la membrana del plasto sólo se observa en la porción inferior de la micrografía. Una porción de la vacuola (el área clara de la parte superior derecha) está separada del resto del citoplasma por una membrana simple, el tonoplasto.

parece probable que las mitocondrias y los cloroplastos se originaran a partir de bacterias que encontraron refugio dentro de grandes células heterotróficas. Estas grandes células fueron las precedesoras de los eucariotas. Las pequeñas células, que contenían (y todavía contienen) todos los mecanismos necesarios para capturar y/o convertir energía a partir de su entorno, dieron estas útiles capacidades a las grandes células. Las células con esta respiración "asistida" tenían claras ventajas frente a sus contemporáneos y pronto se multiplicaron a sus expensas. Todas las células eucariotas, salvo unas pocas, contienen mitocondrias, y todas las eucariotas autotróficas también contienen cloroplastos; parece que ambos orgánulos han sido adquiridos por eventos simbióticos independientes. (Simbiosis es la estrecha asociación entre dos o más organismos diferentes que puede ser, pero no necesariamente, beneficioso para cada uno de ellos.) Las células eucariotas mayores y más complejas parece que protegen sus orgánulos simbióticos de los rigores ambientales. Por ello, los eucariotas fueron capaces de invadir la tierra y las aguas ácidas, donde las cianobacterias procariotas, o "algas azules", están ausentes mientras que las algas verdes eucariotas abundan.

MICROCUERPOS

Los *microcuerpos* son orgánulos esféricos rodeados por una membrana simple, a diferencia de los plastos y mitocondrias que están rodeados por dos membranas. Su diámetro es de 0,5 a 1,5 micrómetros. Los microcuerpos tienen un interior granuloso y a veces presentan un cuerpo cristalino de proteínas (Figura 2-15). Los microcuerpos generalmente están asociados con uno o dos segmentos del retículo endoplasmático, el sistema tridimensional de membranas del interior de las células.

Algunos microcuerpos, denominados *peroxisomas*, tienen una importante función en el metabolismo del ácido glicólico asociado a la fotorrespiración (ver página 108); en las hojas verdes están estrechamente asociados en el espacio con las mitocondrias y los cloroplastos (Figura 2-15). Otros microcuerpos, llamados *glioxisomas*, contienen los enzimas necesarios para la conversión de los ácidos grasos en hidratos de carbono durante la germinación de muchas semillas (ver página 92).

VACUOLAS

Las vacuolas son regiones de la célula rodeadas de una membrana y llenas de un líquido llamado *jugo celular*. Se hallan rodeadas por el tonoplasto o membrana vacuolar (Figuras 2-6 y 2-15).

La célula vegetal inmadura contiene típicamente gran cantidad de pequeñas vacuolas, que aumentan de

apretada contra la pared celular (Figura 2-6). Gracias al relleno de la célula con tan "barato" contenido vacuolar y en tan grandes proporciones, el vegetal no sólo salva el "caro" consumo de nitrógeno por el citoplasma sino que consigue una gran superficie de contacto entre la fina capa de citoplasma y su entorno. La mayoría de los incrementos de tamaño de las células se deben al aumento de las vacuolas. Una consecuencia directa de esta estrategia es el desarrollo de una presión de turgencia y el mantenimiento de la rigidez del tejido, uno de los principales papeles de la vacuola y del tonoplasto (ver Capítulo 4).

El principal componente del líquido vacuolar es el agua, junto a otros que varían de acuerdo con el tipo de planta y su estado fisiológico. Las vacuolas contienen, típicamente, sales y azúcares y, algunas, proteínas en disolución. El tonoplasto juega un importante papel en el transporte activo y retención de ciertos iones en el interior de la vacuola. De este modo, los iones se pueden acumular en el líquido vacuolar en concentraciones muy superiores a las del citoplasma exterior. A veces la concentración de un determinado material en la vacuola es suficientemente grande como para formar cristales. Los cristales de oxalato cálcico, que pueden adoptar distintas formas, son particularmente comunes (Figuras 2-16 y 2-17). Las vacuolas habitualmente son ligeramente ácidas. Algunas de ellas, como las de los cítricos, son muy ácidas –de ahí el sabor ácido del fruto.

Las vacuolas son importantes almacenes para varios metabolitos (productos del metabolismo), como las proteínas de reserva en las semillas y el ácido málico en las plantas CAM (ver página 111). También aíslan del resto del citoplasma productos secundarios tóxicos del metabolismo, como la nicotina, un alcaloide (ver también Capítulo 29, página 617).

La vacuola es a menudo un lugar de concentración de pigmentos. Los colores azul, violeta, púrpura, rojo oscuro y escarlata de las células vegetales usualmente se deben a un grupo de pigmentos conocidos como antocianinas (ver Capítulo 29). Contrariamente a la mayoría de los otros pigmentos, las antocianinas son fácilmente solubles en agua, y se encuentran en disolución dentro del líquido vacuolar. Son los responsables de la coloración roja y azul de muchos vegetales (rábanos, nabos y repollos), frutas (uvas, ciruelas, cerezas) y de multitud de flores (aciano, geranios, espuelas de caballero, rosas y peonías). Algunas veces los pigmentos son tan intensos que enmascaran la clorofila de las hojas, como en el arce rojo ornamental. Las antocianinas son también responsables de los tonos rojizos de algunas hojas en otoño. Estos pigmentos se forman en respuesta al tiempo frío y soleado, a la vez que las hojas detienen la síntesis de clorofila. Cuando la clorofila existente se desintegra, las antocianinas de nueva formación no tienen obstáculo para mostrar su coloración al exterior. En las hojas en las que no se forman pigmentos antocianínicos, la destrucción de la clorofila permite que se vean los colores amarillento-anaranjados de los pigmentos carotinoides, siempre presentes

2-16
Drusas (complejos cristales de oxalato cálcico) en las células epidérmicas de un cotiledón de Canis canadensis, observados con ayuda de un microscopio electrónico de barrido.

en los cloroplastos. Las coloraciones otoñales más espectaculares aparecen en los años en que el clima ha sido frío y despejado durante esta estación.

Las vacuolas están implicadas en la desintegración de macromoléculas y en el reciclaje de sus componentes dentro de la célula. Todos los orgánulos celulares, como los ribosomas, las mitocondrias y los plastos pueden ser depositados y degradados en las vacuolas. Debido a su actividad digestiva, las vacuolas son comparables a los orgánulos de las células animales, denominados *lisosomas*.

Desde hace tiempo se ha considerado que las vacuolas se forman a partir del retículo endoplasmático. Cuando se comprendió que las vacuolas eran análogas a los lisosomas de las células animales se iniciaron investigaciones conducentes a determinar si las vacuolas de al menos algunas células vegetales tenían orígenes similares a los de los lisosomas animales. En las células animales, la formación de lisosomas está asociada con una región especializada del citoplasma denominada GERL, complejo formado por la asociación del aparato de Golgi, el retículo endoplasmático y los lisosomas (GERL=Golgi associated-Endoplasmatic reticulum-Lysosomal complex). Recientemente el GERL ha

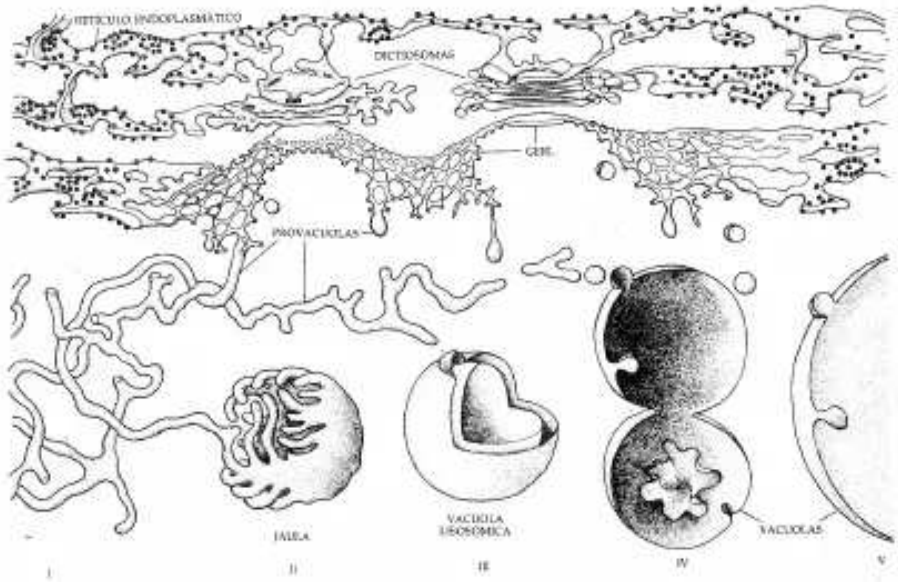
2-17
Un manojo de rafidios (cristales de oxalato cálcico en forma de agujas) en una vacuola de una célula de hoja de Sansevieria. El tonoplasto no es discernible en esta fotomicrografía. La sustancia granular que rodea a los cristales es el citoplasma.

2-18
Estadios en la formación de las vacuolas según F. Marty. Las provacuolas tubulares inicialmente surgen del complejo GERL en forma cada jaula se fusionan entre sí para aislar completamente una parte del citoplasma (III). A continuación, la membrana interna de la jaula y el tilacoides en fusión. La membrana externa de la jaula permanece intacta y las actividades digestivas son confinadas al interior de la vacuola en desarrollo.

2-19
Grupos de ribosomas (polisomas) en la superficie del retículo endoplasmático. El retículo endoplasmático es una red de membrana que se encuentra en todo

de burbujas pirfomes y luego se ramifican por toda la célula (I). Entonces las provacuolas entrarían porciones de citoplasma como los barrotes de una jaula (II). Los tubos de citoplasma incluido en ella son digeridos por enzimas lisosómicos (IV). Hasta este punto, los enzimas digestivos se habían mantenido rigurosamente aislados dentro de los

Una vez formadas, las numerosas y pequeñas vacuolas se fusionan (IV) y finalmente dan lugar a una o más vacuolas grandes, características de las células vegetales maduras (V).



sido encontrado en células del ápice radical de euforbias y rábanos, y en los cotiledones embrionales de habichuelas. La Figura 2-18 muestra los distintos estadios de la formación de las vacuolas en el CERL. El aparato de Golgi se estudiará en la página 27.

RIBOSOMAS

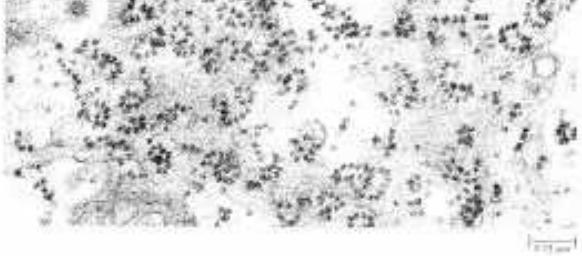
Los *ribosomas* son pequeñas partículas de sólo 17 a 23 nanómetros de diámetro, formadas de proteínas y RNA en iguales proporciones. Son los lugares donde los aminoácidos se unen para formar las proteínas y son abundantes en el citoplasma de las células metabólicamente activas. Los ribosomas se encuentran libres en el citoplasma o unidos al retículo endoplasmático; comúnmente se encuentran ambos tipos en la misma célula. Los ribosomas también se encuentran en el núcleo. Como se ha mencionado anteriormente, los plastos y las mitocondrias contienen ribosomas similares a los de los procariotas.

Los ribosomas implicados en la síntesis de proteínas se encuentran formando racimos o agregados llamados polirribosomas, o *polisomas* (Figura 2-19). Las células que se encuentran sintetizando proteínas en grandes cantidades, contienen a menudo grandes sistemas de polisomas asociados al retículo endoplasmático. Los polisomas se encuentran a menudo adheridos a la superficie externa de la envoltura nuclear (Figura 2-5b).

RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO

El *retículo endoplasmático* es un complejo sistema tridimensional de membranas de una extensión indefinida. En una vista en sección del retículo endoplasmático se observan dos unidades de membrana separadas

el citoplasma de la célula eucariota, dividiéndola en compartimentos y proporcionando superficies para que las reacciones químicas puedan tener lugar. Los ribosomas son los puntos en los que los aminoácidos se unen para formar las proteínas. Esta micrografía electrónica muestra una porción de una célula parenquimática aislada de una hoja del helecho Regnellidium diphyllum.



por un espacio estrecho y transparente (Figuras 2-5c y 2-20). La forma y abundancia del retículo endoplasmático varía enormemente según el tipo de células y su actividad metabólica y su estado de desarrollo. Por ejemplo, en las células que segregan o almacenan proteínas, el retículo endoplasmático tiene forma de saco aplanado, o *cisterna*, con numerosos ribosomas adheridos a su superficie exterior. El retículo endoplasmático con ribosomas se denomina *retículo endoplasmático rugoso* y en él los ribosomas están ensamblados en polisomas (Figuras 2-5c, 2-19 y 2-20). El retículo endoplasmático rugoso es el lugar con mayor síntesis de proteínas. Contrariamente, las células secretoras de lípidos poseen un extenso sistema de túbulos que carece de ribosomas. El retículo endoplasmático sin ribosomas se denomina *retículo endoplasmático liso*. El retículo endoplasmático liso típicamente es de forma tubular. Ambos tipos de retículo endoplasmático pueden hallarse en la misma célula; usualmente existen numerosas conexiones entre ellos.

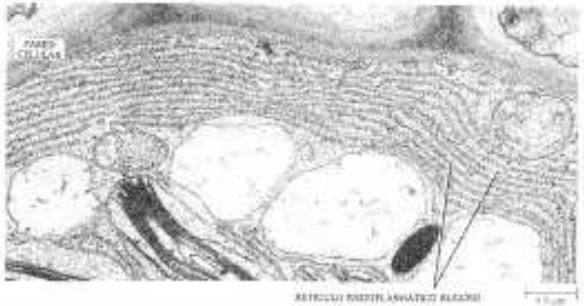
El retículo endoplasmático parece que funciona como un sistema de comunicaciones en el interior de la célula. En algunas micrografías electrónicas se puede observar su continuidad con la membrana externa de la envoltura nuclear. De hecho, estas dos estructuras forman un único sistema de membranas. Cuando la envoltura nuclear se rompe durante la división celular, sus fragmentos son similares a las porciones del retículo endoplasmático. Es fácil visualizar al retículo endoplasmático como un sistema de conductos que transporta materiales –como proteínas y lípidos– a distintas partes de la célula. Además, el retículo endoplasmático de células adyacentes está interconectado a través de filamentos citoplasmáticos, denominados *plasmodesmos*, que atraviesan su pared común (ver página 35).

El retículo endoplasmático es el principal lugar donde se realiza la síntesis de membranas dentro de la célula. Parece que sintetiza las membranas de las vacuolas y de los microcuerpos, así como la de las cisternas de los dictiosomas, al menos en algunas células vegetales.

APARATO DE GOLGI

La expresión *aparato de Golgi* se utiliza para referirse de manera global a todos los *dictiosomas* o *cuerpos de Golgi* de una célula. Los dictiosomas son grupos de sacos aplanados, en forma de disco o cisterna, que a menudo están ramificados en sus márgenes en una compleja

2-20
Ordenación paralela del retículo endoplasmático rugoso (retículo endoplasmático con ribosomas adheridos) observada en una sección de una célula de hoja del helecho Vittaria guineensis. Las áreas relativamente claras son vacuolas.



serie de túbulos (Figura 2-21). Los de las células de las plantas superiores normalmente tienen de cuatro a ocho cisternas apiladas juntas.

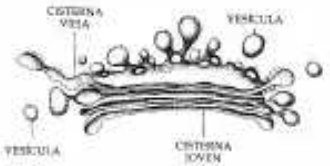
Generalmente a los dos polos o superficies del pa-

constituyentes de la pared celular. La porción proteínica se sintetiza en los polisomas del retículo endoplasmático rugoso y la porción del hidrato de carbono en el dictiosoma, donde la glicoproteína se ensambla.

2-22
Diagrama del concepto de endomembranas. Este dibujo ilustra la idea de que las nuevas membranas se sintetizan en el retículo endoplasmático

quete de cisternas se ve denominada cara de maduración y cara de construcción. Las membranas de las cisternas de la cara de construcción son estructuralmente similares a las del retículo endoplasmático, mientras que aquellas del polo opuesto, o cara de maduración, son más parecidas a las de la membrana citoplasmática (Figura 2-22).

Los dictiosomas están implicados en la secreción, y en la mayoría de las plantas superiores están relacionados con la síntesis de la pared celular. Los polisacáridos formadores de la pared celular que sintetizan los dictiosomas se acumulan en vesículas que se separan de las cisternas en la cara de maduración. Estas vesículas secretoras emigran hacia la membrana citoplasmática y se fusionan con ella (Figura 2-22). Entonces, las vesículas descargan su contenido al exterior de la célula, y los polisacáridos pasan a formar parte de la pared celular. Los productos que segregan los dictiosomas no siempre son sintetizados completamente por ellos. Algunos productos se forman, en parte, en otros componentes celulares, como el retículo endoplasmático, desde donde son transferidos a los dictiosomas para ser modificados antes de la secreción. Un buen ejemplo de estos productos son las glicoproteínas –compuestos de proteínas, e hidratos de carbono– que son importantes



El concepto de endomembrana

Las membranas son estructuras móviles y dinámicas que cambian continuamente su forma y área superficial. El concepto de *sistema de endomembrana* constituye un ejemplo de la movilidad de las membranas celulares. De acuerdo con este concepto, las membranas citoplasmáticas internas (con la excepción de las membranas de mitocondrias y plastos) forman un continuo, con el retículo endoplasmático como fuente inicial de ellas. Nuevas cisternas se añaden a los dictiosomas a partir del retículo endoplasmático vía vesículas de transición, mientras que las vesículas secretoras derivadas de los dictiosomas contribuyen eventualmente al crecimiento de la membrana citoplasmática (Figura 2-22). Por lo tanto, el retículo endoplasmático y los dictiosomas están integrados en una unidad funcional en la que los dictiosomas actúan como vehículo principal para la transformación de membranas tipo retículo endoplasmático en membranas de tipo citoplasmático.

Es importante hacer notar que aun en los tejidos con muy poco crecimiento o división celular se produce invariablemente un recambio de los componentes de membrana. Aunque las membranas persistan, sus moléculas constituyentes son reemplazadas continuamente.

MICROTÚBULOS

Los *microtúbulos*, que se encuentran prácticamente en todas las células eucariotas, son estructuras largas, finas y cilíndricas de aproximadamente 24 nanómetros de diámetro y de longitud variable. Cada microtúbulo

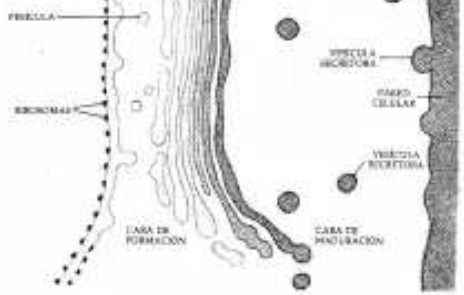
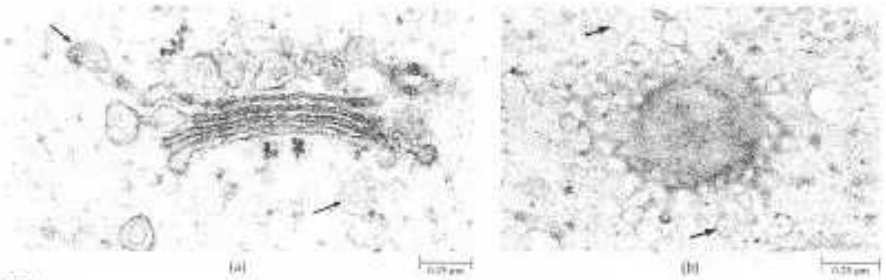


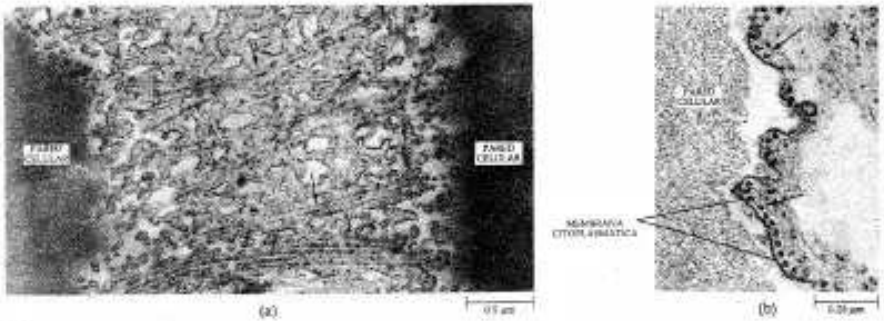
Figura. Pequeñas vesículas de transición emergen de la superficie lisa del retículo endoplasmático y transportan las membranas y los materiales contenidos en la cara de formación del dictiosoma. Las vesículas secretoras derivadas de las cisternas de la cara de maduración del dictiosoma emigran hacia la membrana citoplasmática y se fusionan con ella, contribuyendo a la formación de membrana nueva y descargando sus contenidos en la región de la pared.

está constituido por subunidades de una proteína denominada tubulina. Las subunidades están dispuestas en hélice en forma de 13 filamentos verticales alrededor del hueco central. Los microtúbulos son estructuras dinámicas que experimentan secuencias regulares de fragmentación y reformación en puntos específicos del ciclo celular (ver Figura 2-45, página 43). Su ensamblaje tiene lugar en puntos específicos denominados centros de organización de microtúbulos, los cuales, en las células vegetales, tienen una estructura amorfa poberemente definida.

Los microtúbulos tienen muchas funciones. Se cree que en la diferenciación y crecimiento celular los microtúbulos situados justo al lado de la membrana citoplasmática están implicados en el crecimiento ordenado de la pared celular, especialmente a través de su control en el alineamiento de las microfibrillas de celulosa depositadas por el citoplasma para la construcción de la misma (Figura 2-23). La dirección de expansión de la célula, a su vez, es gobernada por el alineamiento de las microfibrillas de celulosa en la pared celular. Los microtúbulos sirven también para dirigir las vesículas de los dictiosomas hacia la pared en desarrollo y dirigir las fibras del huso que se forma en las células en división y, aparentemente, juegan un papel fundamental en la formación de la placa celular (la partición inicial que separa las células en división). Además, los microtúbulos son componentes esenciales de flagelos y cilios y aparentemente están relacionados con el movimiento de estas estructuras.



2-21
El dictiosoma consiste en un grupo de sacos membranosos aplanados y asociados a vesículas que aparentemente brotan de ellos. Funciona como un "centro de empaquetamiento" para la célula y está relacionado con la actividad secretora de las células eucariotas. En (a) se observan, en sección, las cisternas de los dictiosomas de una célula parenquimática del equiseto Equisetum hyemale, mientras que en (b) se observa una cisterna en superficie. Las flechas indican numerosas vesículas secretoras a lo largo de los márgenes de la cisterna.



2-23
Microtúbulos (indicados por flechas) en división (a) longitudinal y (b) transversal en células de la hoja del helecho Botrychium virginianum. *En (a) se observan en sección oblicua más o menos paralela a la pared y justo en la cara interna de ésta y de la membrana citoplasmática. En (b) los microtúbulos pueden observarse separados de la pared por la membrana citoplasmática.*

SUSTANCIAS ERGÁSTICAS

Las *sustancias ergásticas* son productos pasivos del protoplasto: algunos son productos de almacenaje, otros

uno de los microtúbulos de cada par externo se extienden unos "brazos" que contienen enzimas. Esta organización básica de 9 + 2 se encuentra en todos los flagelos de los organismos eucariotas.

MICROFILAMENTOS

Los *microfilamentos*, como los microtúbulos, se encuentran prácticamente en todas las células eucariotas. Son proteínas contráctiles compuestas de actina similar a la del músculo; se presentan en forma de largos filamentos de 5 a 7 nanómetros de grosor. Se han encontrado haces de microfilamentos en muchas células de plantas superiores (Figura 2-24). Se cree que estos haces son la causa del flujo citoplasmático. Los microfilamentos y los microtúbulos forman un esqueleto flexible denominado *citoesqueleto*.

SUSTANCIA BASE O MATRIZ CITOPLASMÁTICA

Hasta hace poco, la sustancia base de la célula se había observado como una solución homogénea, rica en proteínas, con poca o ninguna estructura. Sin embargo, estudios recientes en células animales indican que la sustancia base posee una estructura intrincada y un comportamiento propio. Cuando se observa con un microscopio electrónico de alto voltaje (un millón de voltios), la sustancia base se presenta como un enrejado tridimensional de finas hebras, de 3 a 6 nanómetros de diámetro, llenando toda la célula. Otros componentes citoplasmáticos, incluyendo los microtúbulos y los microfilamentos, se hallan suspendidos por este *enrejado microtrabecular*.

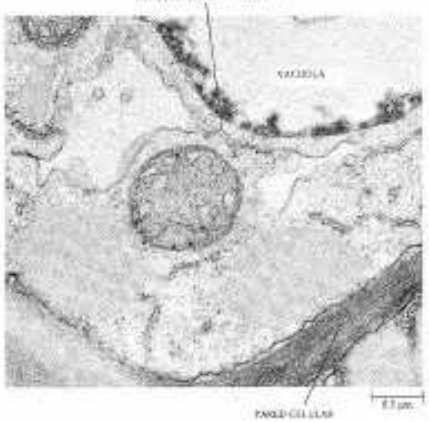
El enrejado microtrabecular divide la célula en dos fases, una fase rica en proteínas (las hebras del enrejado) y otra fluida, rica en agua que llena los espacios del enrejado. Con su elevado contenido en agua el enrejado tiene una consistencia de gel; claro está, es un gel vivo.

Se cree que el enrejado microtrabecular proporciona puntos de fijación para los orgánulos, hace que la comunicación entre las distintas partes de la célula sea posible y da una dirección al transporte intracelular. Existen también indicaciones de que las células vegetales poseen un enrejado microtrabecular.

GOTAS LIPÍDICAS

Las *gotas lipídicas* son estructuras más o menos esféricas que dan una apariencia granular al citoplasma de la célula vegetal cuando lo observamos con un microscopio óptico. En las micrografías electrónicas, las gotas de aceite tienen una apariencia amorfa (Figura 2-25). En los plastos son comunes unas gotas más pequeñas y aparentemente similares (Figura 2-7a).

2-24
Un haz de microfilamentos en una célula de la hoja del helecho Platycerium bifurcatum.



2-25
Componentes citoplasmáticos presentes en una célula parenquimática del tallo de berotes maritima. En la parte inferior pueden observarse dos gotas lipídicas, una a cada lado de la mitocondria cerca del centro de esta micrografía electrónica. Encima, y a cada lado de la mitocondria, se observa una cisterna distendida del retículo endoplasmático. Se cree que algunas vacuolas surgen del retículo endoplasmático de esta manera. Parte de la vacuola puede observarse en el extremo superior de la micrografía. El material denso que delimita la vacuola es tanino.

En un principio se creyó que las gotas lipídicas, originalmente descritas como orgánulos llamados esferosomas, estaban incluidas en una unidad de membrana simple o en una mitad de unidad de membrana. Datos recientes han demostrado que las gotas de aceite no están rodeadas de membrana, aunque pueden estar revestidas de proteínas.

células. Algunos investigadores creen que el movimiento flagelar se basa en un mecanismo de deslizamiento de los microtúbulos, en el que los pares externos de microtúbulos se deslizan sin contraerse. Como

tejido en el que se encuentra sino también para el vegetal entero. Las paredes celulares tienen importantes funciones en la absorción, transporte y secreción de sustancias en las plantas, y también sirven como luga-

son productos de desecho. Estas sustancias pueden aparecer y desaparecer en diferentes momentos a lo largo de la vida de la célula. Ya hemos discutido algunos ejemplos de sustancias ergásticas: granos de almidón, cristales, pigmentos antocianínicos y gotas de aceite. Otros ejemplos son las resinas, gomas, taninos y cuerpos proteínicos. Las sustancias ergásticas se encuentran en la pared celular, en la sustancia base citoplasmática y en los orgánulos, incluidos las vacuolas.

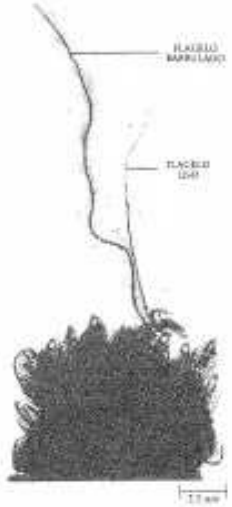
FLAGELOS Y CILIOS

Los *flagelos* y los *cilios* son estructuras en forma de pelo que se extienden a partir de la superficie de muchos tipos de células eucariotas. Son relativamente finos y constantes en diámetro (alrededor de 0,2 micrómeros), pero varían en longitud desde los 2 a los 150 micrómetros. Por convención, aquellos que son más largos o se presentan solitarios o en pequeño número se conocen como flagelos, mientras que los cortos o presentes en gran número se conocen como cilios. Sin embargo, no hay una clara diferencia entre estos dos tipos de orgánulos y, usaremos el término *flagelo* para referirnos a ambos.

En algunas algas y hongos, los flagelos son órganos locomotores que propulsan a los organismos a través del agua. En las plantas, estos orgánulos se encuentran sólo en las células sexuales (gametos) y sólo en determinados grupos con gametos móviles, como los musgos, las hepáticas, los helechos y algunas gimnospermas. Algunos flagelos llamados barbulados, poseen una o dos hileras laterales de pequeños apéndices (las barbulas), mientras que otros, los flagelos lisos, carecen de ellos (Figura 2-26).

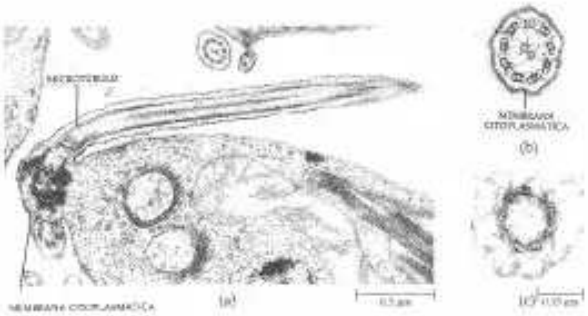
Uno de los descubrimientos más interesantes realizados con el microscopio electrónico es la estructura interna de los flagelos. Cada flagelo tiene una organización interna precisa (Figura 2-27). Un anillo externo de nueve pares de microtúbulos rodea dos microtúbulos adicionales en el centro del propio flagelo. A partir de

El movimiento de cilios y flagelos se origina directamente a partir de sus mismas estructuras; éstos son capaces de moverse después de ser arrancados de las



2-26
Los dos tipos de flagelos (barbulado y liso) se encuentran en esta célula del organismo colonial Synura petersenii, *un alga crisófica. Este organismo tiene un largo flagelo barbulado (izquierda) y un flagelo liso relativamente corto (derecha).*

2-27
(a) Sección longitudinal de un flagelo de un gameto del alga verde Ulvaria. *Observamos como la membrana que rodea el flagelo es contínua con la membrana citoplasmática. (b) Sección transversal del flagelo de* Ulvaria, *mostrando la típica estructura de 9 + 2. (c) Sección transversal del cuerpo basal del flagelo de* Ulvaria. *Observemos como el cuerpo basal tiene un círculo de nueve tripletes de microtúbulos sin ningún microtúbulo central.*



2-30
Estructura detallada de la pared celular. (a) Porción de pared mostrando la lámina media, la pared primaria y

tamaños. (b) Las fibrillas mayores, macrofibrillas, pueden observarse con el microscopio óptico. (c) Con la ayuda de

microfibrillas, las micelas, están dispuestas de tal manera que confieren propiedades cristalinas a la pared. (c) Un fragmento de una micela

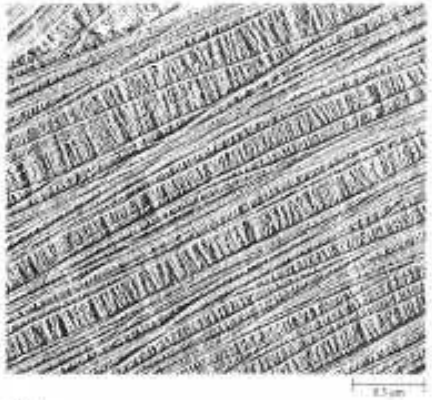
los pares de microtúbulos se deslizan en sentido contrario, su movimiento causa el desdoblamiento localizado del flagelo. Se cree que el deslizamiento de los pares de microtúbulos se debe a la unión y separación cíclica de los "brazos" de uno de los microtúbulos con el microtúbulo más próximo del par adyacente.

Los flagelos crecen gracias a las estructuras cilíndricas del citoplasma conocidas como *cuerpos basales*, que forman la porción basal del flagelo (Figura 2-27). Los cuerpos basales poseen una estructura interna que se parece a la estructura del flagelo propiamente dicho, excepto porque los microtúbulos externos del cuerpo basal se agrupan en tripletes, y porque carecen de túbulos centrales.

LA PARED CELULAR

La presencia de pared celular, por encima de cualquier otra característica, distingue las células vegetales de las animales. Su presencia es la base de muchas de las características de los vegetales como organismos. La pared celular limita el tamaño del protoplasto y lo protege de una posible rotura debida al aumento de volumen provocado por la entrada de agua hacia la vacuola.

La pared celular se consideraba como un mero producto inactivo y externo del protoplasto, pero actualmente se le reconocen funciones específicas que son esenciales no sólo para la existencia de la célula y del



2-28
Superficie de la pared celular de la célula algal de Charomorpha, mostrando las microfibrillas de celulosa, cada una de las cuales está formada por cientos de moléculas de celulosa.

res para la actividad lisosómica o digestiva.

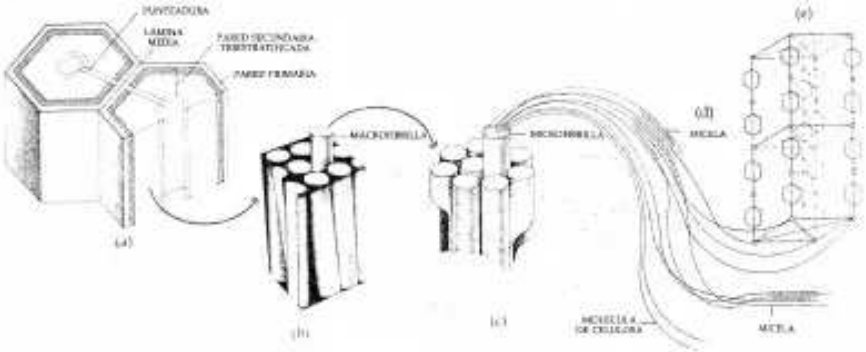
Componentes de la pared celular

El componente más característico de la pared celular vegetal es la *celulosa*, la cual determina ampliamente su arquitectura. La celulosa está formada por moléculas de glucosa enlazadas entre sí una tras otra (ver Capítulo 3). Estas largas y finas moléculas de celulosa están unidas en *microfibrillas* de 10 a 25 nanómetros de diámetro (Figura 2-28). La celulosa tiene propiedades cristalinas (Figura 2-29) debido al ordenamiento particular de las moléculas en ciertas partes de las microfibrillas, las *micelas* (Figura 2-30). Las microfibrillas se retuercen todas juntas para formar finas hebras que se enrollan unas alrededor de otras como los hilos conductores de un cable. Cada "cable", o *macrofibrilla*, mide cerca de 0,5 micrómetros de anchura y puede alcanzar los 4 micrómetros de longitud. Las moléculas de celulosa consiguen de este modo ser tan fuertes como un hilo de acero de igual anchura.

El esqueleto celulósico de la pared está interpenetrado por una *matriz* entrelazada de moléculas no celulósicas. Algunas de éstas son los polisacáridos denominados *hemicelulosa* y otras son *sustancias pécticas*, o *pectinas*, que están estrechamente relacionadas químicamente con las hemicelulosa (Figura 2-31).

Otro importante constituyente de las paredes de muchos tipos de células es la *lignina*, que, junto a la

2-29
Células pétreas (esclereidas) de la pulpa de una pera (Pyrus communis) observadas en luz polarizada. La cantidad de esclereidas presentes en esta fruta le confiere su textura arenosa. Las esclereidas poseen unas paredes secundarias muy anchas atravesadas por numerosas puntuaciones, que aparecen en forma de líneas en las paredes. Las paredes se ven brillantes con luz polarizada a causa de las propiedades cristalinas de su componente principal, la celulosa.



(a) Pared celular de tres capas de la pared secundaria. La celulosa, principal componente de la pared celular, se presenta en forma de un sistema de fibrillas de distintos niveles de microscopio. (b) Se observa que las microfibrillas están compuestas por microfibrillas de 100 Å de anchura aproximadamente. (d) Partes de las (e) Un pagoda de una hoja muestra parte de la cadena de la molécula de celulosa dispuesta en forma reticular.

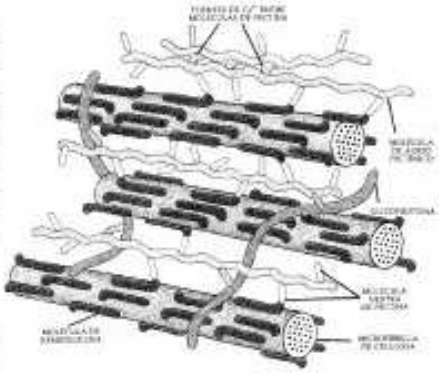
celulosa, es el polímero más abundante conocido en los vegetales. Físicamente, la lignina es rígida, y sirve para dar rigidez a la pared; normalmente se encuentra en las paredes de las células vegetales que tienen una función mecánica o de soporte.

La *cutina*, la *suberina* y las *ceras* son sustancias grasas que se encuentran comúnmente en las paredes de los tejidos externos de protección de la planta. La cutina, por ejemplo, se encuentra en las paredes de la epidermis y la suberina se encuentra en un tejido secundario de protección, el súber. Ambas sustancias se combinan con ceras y sirven para reducir la pérdida de agua por la planta (ver página 50).

2-31
Esquema que muestra la manera en que las microfibrillas de celulosa y los componentes de la matriz (pectinas, hemicelulosas y glicoproteínas) están interconectados. Las moléculas de hemicelulosa están unidas a la superficie de las microfibrillas de celulosa mediante puentes de hidrógeno. Alguna de estas moléculas de hemicelulosa está enredada con moléculas de ácido pectínico mediante moléculas neutras de pectina. Las glicoproteínas probablemente están unidas a las moléculas de pectina.

Capas de la pared celular

Las paredes de las células vegetales varían enormemente en grosor, dependiendo en parte del papel que las células jueguen en la estructura de la planta y, en parte, de la edad de la célula individual. Estudios sobre crecimiento, asociados con el uso del microscopio electrónico de luz polarizada y rayos X, indican que hay dos capas en todas las paredes celulares vegetales: la *lámina media* (también conocida como sustancia intercelular) y la *pared primaria*. Además, muchas células depositan otra capa, la *pared secundaria*. La lámina media se encuentra entre las paredes primarias de células adyacentes; la pared secundaria, si está presente, se halla extendida sobre el protoplasto celular en la superficie interna de la pared primaria (Figura 2-32).



La lámina media

La lámina media está compuesta mayoritariamente por sustancias pécticas. Frecuentemente, es difícil distin-

guir la lámina media de la pared primaria, especialmente en aquellas células que desarrollan paredes secundarias gruesas. Cuando una pared celular se lignifica, el proceso comienza característicamente en la lámi-

La pared secundaria

Aunque muchas células vegetales sólo tienen pared primaria, en otras el protoplasto deposita una pared se-

na media y se extiende posteriormente a la pared primaria y finalmente a la pared secundaria.

La pared primaria

La capa celulósica depositada en la pared antes y durante el crecimiento celular se llama pared primaria. Además de celulosa, hemicelulosas y pectina, la pared primaria contiene glicoproteína (Figura 2-31). Las paredes primarias también se lignifican. El componente péctico dota de propiedades plásticas a la pared, lo que permite a la pared primaria ser sometida a un estiramiento continuo durante la elongación de la raíz, tallo u hojas.

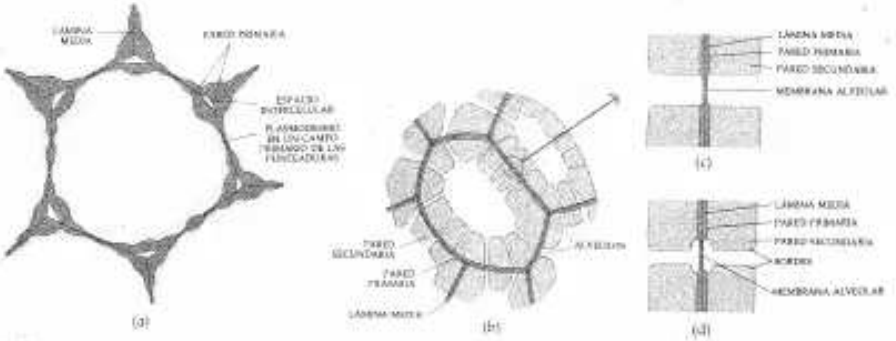
Las células que se dividen continuamente contienen sólo paredes primarias, así como la mayoría de células maduras implicadas en procesos metabólicos tales como la fotosíntesis, la respiración y la secreción. Estas células –esto es, células con paredes primarias y protoplastos vivos– son capaces de perder su forma celular especializada, dividirse y diferenciarse en nuevos tipos de células. Por esta razón son principalmente las células con sólo paredes primarias las que están implicadas en la cicatrización y regeneración de la planta.

Habitualmente, las paredes celulares primarias no poseen un grosor uniforme y tienen áreas finas que se llaman *campos primarios de las punteaduras* (Figura 2-32). Los conductos citoplasmáticos, o plasmodesmos, que conectan los protoplastos vivos de células adyacentes, se encuentran comúnmente agregados en los campos primarios de las punteaduras.

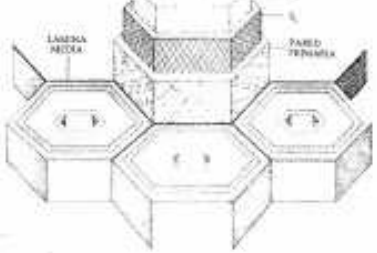
cundaria en la cara interna de la primaria. Esto ocurre mayoritariamente después de que la célula ha detenido su crecimiento y la pared primaria su elongación. En parte debido a esto, la pared secundaria es estructuralmente distinta de la primaria. Las paredes secundarias son particularmente importantes en células especializadas que realizan funciones tales como el fortalecimiento y la conducción de agua; en estas células, el protoplasto a menudo muere después de que la pared secundaria se ha depositado. La celulosa es más abundante en las paredes secundarias que en las primarias, mientras que las sustancias pécticas faltan; la pared secundaria, además, es rígida y difícilmente deformable. Las glicoproteínas, relativamente abundantes en las paredes primarias, faltan en las secundarias. La matriz de la pared secundaria está compuesta por hemicelulosa.

En la pared secundaria frecuentemente se pueden distinguir tres capas distintas –designadas S_1, S_2 y S_3, para las capas externa, media e interna, respectivamente (Figura 2-33). Las capas difieren entre sí por la orientación de las microfibrillas celulósicas. Tales paredes se encuentran en determinadas células del xilema o leño. La estructura laminada de estas paredes secundarias (como la madera comercial laminada) aumenta enormemente la resistencia de la pared. Las microfibrillas celulósicas están adosadas más densamente que sobre la pared primaria. La lignina es común en las paredes secundarias de las células que se encuentran en el leño.

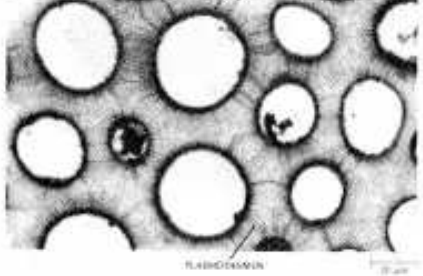
Cuando la pared secundaria se deposita no lo hace sobre los campos primarios de las punteaduras de la



2-32
Campos primarios de las punteaduras, alveolos, y plasmodesmos. (a) Célula parenquimática con paredes primarias y campos primarios de las punteaduras, como de pared fina. Los plasmodesmos generalmente atraviesan la pared por los campos primarios de las punteaduras, como se observa aquí. (b) Células con paredes secundarias y numerosos alveolos. (c) Un par alveolar. (d) Un alveolo areolado.



2-33
Diagrama que muestra la organización de las microfibrillas en la pared primaria y en las tres capas (S_1, S_2 y S_3) de la pared secundaria.



2-34
Micrografía de luz de plasmodesmos en las gruesas paredes primarias del endosperma del caqui (Diospyros), el tejido nutritivo del interior de la semilla. Los plasmodesmos aparecen como finas líneas que atraviesan las paredes de célula a célula.

pared primaria. Por consiguiente, se forman unas depresiones características, o *alveolos*, en la pared secundaria (Figura 2-32). A veces los alveolos también se forman en lugares sin campos primarios de punteaduras.

Un alveolo de una determinada célula se encuentra usualmente frente a otro de la célula vecina. La lámina media y las dos paredes primarias que se encuentran entre ambos alveolos se conoce como *membrana alveolar*. Los dos alveolos opuestos más la membrana forman el *par alveolar*. En las células con paredes secundarias se encuentran dos tipos principales de alveolos: *simples* y *areolados*. En los alveolos areolados, la pared secundaria forma una bóveda sobre la *cavidad alveolar*. En los alveolos simples no se forma este abovedamiento.

Crecimiento de la pared celular

Las paredes celulares crecen a la vez en grosor y en superficie. El crecimiento de la pared es un proceso complejo bajo un estrecho control bioquímico del protoplasto. Ello requiere una relajación de la estructura de las paredes (un fenómeno regulado por la hormona auxina [ver Capítulo 24]) y un aumento de la síntesis proteica, de la respiración y de la toma de agua por parte de la célula. La mayoría de las nuevas microfibrillas se disponen encima de las previamente formadas (una capa encima de la otra), aunque algunas pueden insertarse entre la estructura existente de la pared.

En las células que crecen más o menos uniformemente en todas las direcciones, las microfibrillas se depositan aleatoriamente formando una malla irregular. Tales células se encuentran en la médula de los tallos, en los tejidos de reserva y en los cultivos de tejidos. Contrariamente, en las células en elongación, las microfibrillas de las paredes se depositan en un plano en ángulo recto (transversal) con respecto al eje de elongación. A medida que la pared aumenta su área superficial, la orientación de las microfibrillas externas se realiza de manera casi longitudinal, o paralela al eje largo de la célula.

Las sustancias de la matriz (sustancias pécticas y hemicelulosas) son transportadas hacia la pared en las vesículas de los dictiosomas, del mismo modo que las glicoproteínas. El tipo de sustancia matricial que sintetiza y segrega la célula en un determinado momento depende de su estado de desarrollo. Por ejemplo, las pectinas son más características en las células que se ensanchan, mientras que las hemicelulosas predominan en las células que ya no lo hacen.

La síntesis de la celulosa es poco conocida pero, por ahora, está bastante claro que (1) las microfibrillas de celulosa son sintetizadas en la superficie de la célula por un complejo enzimático incluido en la membrana citoplasmática y que (2) la orientación de las microfibrillas es controlada por los microtúbulos situados justo en la cara interna de la membrana citoplasmática.

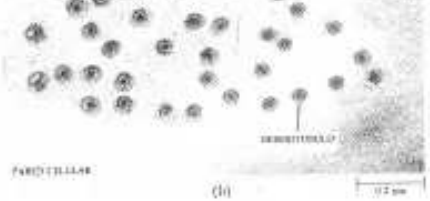
PLASMODESMOS

Los protoplastos de las células adyacentes están conectados entre sí a través de finos hilos de citoplasma conocidos como *plasmodesmos*. Aunque tales estructuras fueron observadas hace tiempo con el microscopio óptico (Figura 2-34), eran difíciles de interpretar y no se pudo confirmar su naturaleza hasta que se observaron con el microscopio electrónico (Figura 2-35).

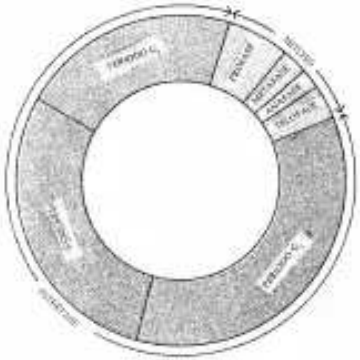
Los plasmodesmos pueden encontrarse a través de la pared celular, pueden estar agrupados en los campos

de factores externos, como la temperatura o la accesibilidad a los nutrientes. Comúnmente el ciclo se divide en *interfase* y en las cuatro fases de la *mitosis*.

cuando maduran. Un tercer grupo de células, como aquellas que forman las cicatrices (callos), sólo conservan la capacidad de dividirse bajo circunstancias especiales.



2-35
Micrografía electrónica de (a) plasmodesmos, en visión longitudinal, conectando los protoplastos de dos células de hoja de maíz (Zea mays). (b) Visión transversal de plasmodesmos en un campo primario de las punteaduras de un célula foliar de maíz.



2-36
El ciclo celular puede dividirse en mitosis e interfase, la fase entre las sucesivas divisiones mitóticas. Las células pasan la mayor parte del tiempo en la interfase, que puede dividirse en tres periodos. El primero de ellos (G_1) es un periodo de crecimiento general y de replicación de los orgánulos citoplasmáticos. Durante el segundo periodo (S), tiene lugar la síntesis de DNA. El tercero (G_2) es el periodo en el que se forman las estructuras directamente asociadas a la mitosis, como las fibras del huso. Después del periodo G_2, empieza la mitosis que se divide en cuatro fases.

primarios de las punteaduras o en las membranas, entre los pares alveolares. Con el microscopio electrónico, los plasmodesmos aparecen como estrechos conductos (30 a 60 nanómetros de diámetro) revestidos de membrana citoplasmática y atravesados por un túbulo de retículo endoplasmático denominado *desmotúbulo*. Muchos plasmodesmos se forman durante la división celular como filamentos de retículo endoplasmático tubular que quedan atrapados dentro de la placa celular en desarrollo (ver Figura 2-44). Los plasmodesmos también se forman en las paredes de células interfásicas. Aparentemente estas estructuras constituyen un camino efectivo para el transporte de algunas sustancias entre las células (ver página 66).

DIVISIÓN CELULAR

En los organismos unicelulares, la célula crece mediante la absorción de sustancias de su entorno que utiliza para sintetizar nuevas moléculas estructurales y funcionales. Cuando la célula alcanza un cierto tamaño, se divide. Las dos células hijas, cada una con alrededor de la mitad del tamaño de la célula madre original, comienzan a crecer de nuevo. En un organismo unicelular, la división celular puede producirse cada día o incluso cada pocas horas, produciendo una sucesión de organismos idénticos. Los organismos pluricelulares crecen mediante la división celular y el agrandamiento de sus células. En cada uno de estos casos las células nuevas así producidas son estructural y funcionalmente similares entre sí y con la célula original.

La división celular en los eucariotas consiste en dos estados que se solapan: la *mitosis* y la *citocinesis*. La mitosis es el proceso por el cual el núcleo da lugar a dos núcleos hijos, cada uno de ellos morfológica y genéticamente equivalentes entre sí. La citocinesis incluye la división de la porción citoplasmática de la célula y la separación de los núcleos hijos en células distintas.

EL CICLO CELULAR

El proceso de la división celular sigue una secuencia regular de eventos conocidos como el ciclo celular (Figura 2-36). El cumplimiento del ciclo requiere varios periodos de tiempo, dependiendo del tipo de célula y

Interfase

La *interfase* es la fase existente entre las sucesivas divisiones mitóticas y fue considerada como una "fase de reposo" en el ciclo celular. Nada más alejado de la realidad, todo lo contrario, la interfase es un periodo de intensa actividad celular.

La interfase puede dividirse en tres periodos, designados como G_1, S, y G_2 (Figura 2-36). El periodo G_1 (la G viene del inglés "Gap") tiene lugar después de la mitosis y es primariamente un tiempo de crecimiento del material citoplasmático, incluidos varios orgánulos. También durante el periodo G_1, de acuerdo con una hipótesis actual, se sintetizan sustancias que inhiben o estimulan el periodo S y el resto del ciclo, de tal modo que determinarán si la división celular tendrá o no lugar.

El periodo S (síntesis) sigue al G_1. Durante el periodo S el material genético (DNA) es duplicado. Durante el periodo G_2 que le sigue se forman algunas estructuras implicadas directamente con la mitosis, como los componentes de las fibras del huso.

Algunas células pasan repetidamente a través de sucesivos ciclos celulares. Este grupo incluye los organismos unicelulares y algunas células de regiones con un crecimiento activo (meristemas). Algunas células especializadas pierden su capacidad de replicación

Mitosis

La mitosis, o división nuclear, es un proceso continuo dividido de manera convencional en cuatro fases principales: *profase, metafase, anafase* y *telofase* (Figuras 2-37 a 2-39). Estas cuatro fases constituyen el proceso por el cual el material genético duplicado en la interfase se divide equitativamente entre dos núcleos hijos.

Banda preprofásica

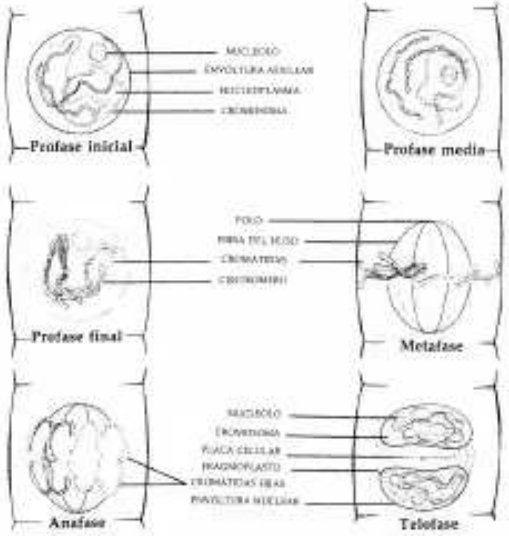
Una de las señales que indican que la célula va a empezar a dividirse es la aparición de una banda anular y estrecha de microtúbulos justo debajo de la membrana citoplasmática. (Ver el ensayo de la página 41.) Esta banda relativamente densa de microtúbulos rodea al núcleo por un plano que corresponde al plano ecuatorial del futuro huso mitótico (Figura 2-45). Considerando que dicha banda aparece justo antes de la profase se la denomina *banda preprofásica*. La banda preprofásica desaparece después de la iniciación del huso mitótico, bastante antes que la aparición de la placa celular en la telofase tardía. Sin embargo, a medida que la placa celular se forma, crece hacia fuera para fusionarse con la pared celular madre precisamente en la zona previamente ocupada por la banda preprofásica.

2-37
Representación esquemática de una mitosis con cuatro cromosomas. En el inicio de la profase los cromosomas se ven en forma de largos filamentos dispersos en el interior del núcleo; los cromosomas se acortan y engruesan hasta que pueden observarse en forma de dos hebras (cromátidas); finalmente, el nucleolo y la membrana nuclear desaparecen.

La aparición de las fibras del huso indica el inicio de la metafase, durante la cual los cromosomas emigran hacia el plano ecuatorial del huso. En plena metafase (como se ve aquí) los centrómeros de los cromosomas se hallan en dicho plano.

La anafase empieza cuando los centrómeros se dividen y separan las dos cromátidas hermanas, que ahora se denominan cromosomas hijos, cada uno por un centrómero. Como se observa aquí, los cromosomas hijos se mueven en direcciones opuestas hacia los polos del huso.

La telofase (más o menos el reverso de la profase) comienza cuando los cromosomas hijos han completado su migración.



Profase

En el inicio de la *profase* los cromosomas se hacen gradualmente visibles como hebras alargadas que se encuentran dispersas en el núcleo. A medida que la

recibe el nombre de *centrómero* (Figura 2-40). El centrómero, que tiene una localización característica para cada cromosoma, divide a éste en dos brazos de longitud variable.

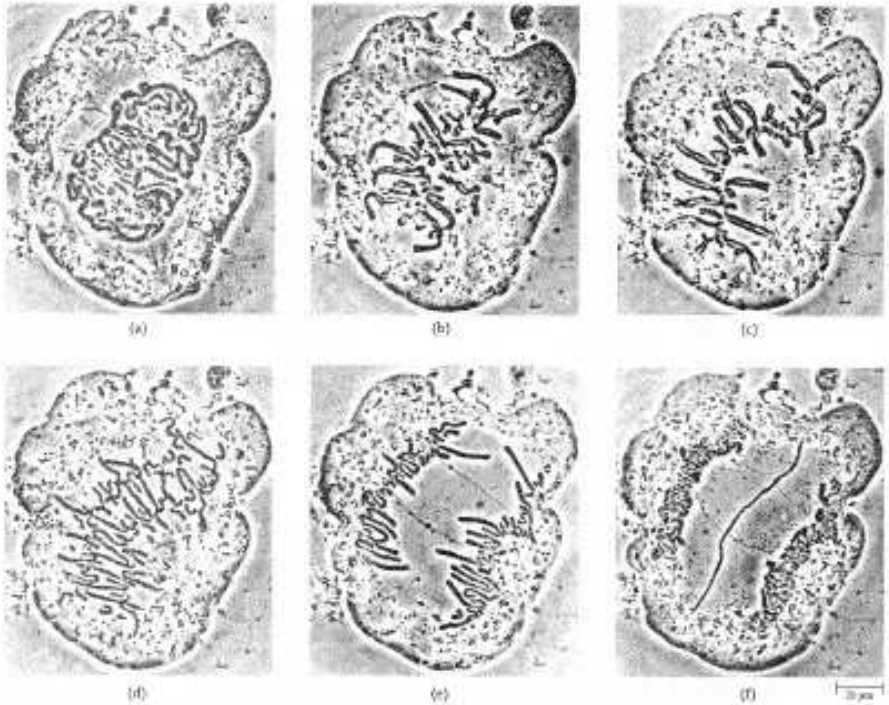
Durante la profase, aparece una zona clara alrededor

final. Poco después, la envoltura nuclear se rompe, indicando el fin de la profase (Figura 2-41).

Metafase

profase avanza, las hebras se acortan y engrosan y, como los cromosomas ya se distinguen, puede observarse que cada uno de ellos está formado no por una sino por dos hebras, denominadas *cromátidas*, enrolladas una a la otra. En la profase tardía, después que se han acortado todavía más, las dos cromátidas duplicadas de cada cromosoma se orientan cara a cara y casi paralelas, unidas entre sí por una estrecha área que de la envoltura nuclear. Los microtúbulos aparecen en esta zona. Inicialmente, los microtúbulos están orientados al azar pero, en la profase tardía, están alineados paralelamente a la superficie nuclear a lo largo del eje del huso. Esta es la primera manifestación del ensamblaje del huso mitótico.

A medida que la profase avanza, el nucleolo gradualmente se vuelve indiferenciado para desaparecer al



2-38
Mitosis observada con óptica de contraste de fases en una célula viva del lirio rojo africano (Haemanthus katherinae). El huso es difícilmente distinguible en estas células, que han sido aplastadas para que se vean mejor todos los cromosomas. (a) Final de la profase: los cromosomas se han condensado. Se ha formado una zona clara alrededor del núcleo. (b) Final de la profase-inicio de la metafase. La envoltura nuclear ha desaparecido y los extremos de algunos cromosomas se adentran en el citoplasma. (c) Metafase: los cromosomas, con sus centrómeros, se disponen en el plano ecuatorial. (d) Mitad de la anafase: los cromosomas hermanos (ahora llamados hijos) se han separado y se desplazan hacia los polos opuestos del huso. (e) Final de la anafase. (f) Telofase-citocinesis. Los cromosomas hijos han alcanzado los polos opuestos y las dos masas de cromosomas han iniciado la formación de los dos núcleos hijos. La formación de la placa celular aún está completada.

La *metafase* se inicia cuando el huso, una estructura tridimensional ancha en el centro y estrecha en cada uno de los polos, ocupa el área que poseía el núcleo. El huso está formado por las *fibras del huso*, que son manojos de microtúbulos (Figura 2-42). Durante la metafase, los cromosomas –cada uno formado por dos cromátidas– quedan dispuestos por el centrómero a lo largo del plano ecuatorial del huso. Cada cromosoma está adherido a las fibras del huso por su centrómero (Figura 2-42). Algunas fibras del huso atraviesan la célula de un polo al otro sin presentar ningún cromosoma adherido a ellas. Saber si los cromosomas están dispuestos al azar sobre el plano ecuatorial o si tienen sus centrómeros en un orden preestablecido es un tema de considerable interés en la actualidad.

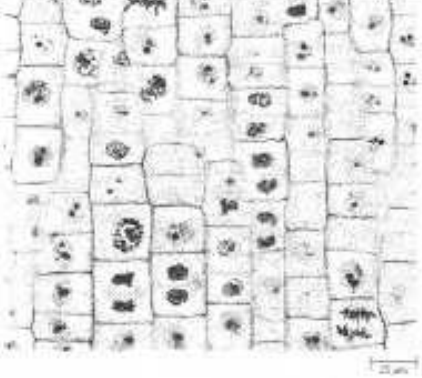
Cuando todos los cromosomas se han movido hacia el plano ecuatorial, la célula ha completado la metafase. Las cromátidas están, ahora, a punto de separarse.

Anafase

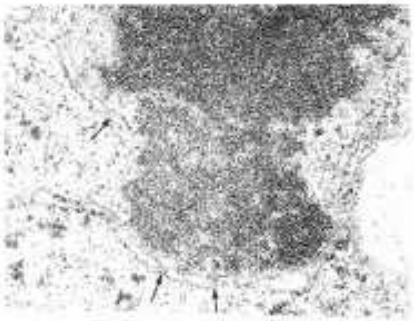
Durante la *anafase* (Figura 2-38d, e), las cromátidas de cada cromosoma se separan entre sí; entonces se denominan *cromosomas hijos*. Primero, el centrómero se divide y los dos cromosomas hijos emigran hacia polos opuestos. Sus centrómeros, que todavía aparecen unidos a las fibras del huso, se mueven primero, y los brazos son arrastrados detrás. A medida que los cromosomas hijos son arrastrados hacia polos opuestos se van separando; los extremos de los brazos más largos son los últimos en hacerlo.

Las fibras del huso unidas a los cromosomas se acortan, aparentemente provocando que las cromátidas se separen y que los cromosomas hijos se alejen entre sí. Se ha sugerido que los microtúbulos se forman continuamente en un extremo de la fibra del huso mientras que en el otro se deshacen. En este proceso, las fibras del huso tiran de los cromosomas hijos hacia los polos por sus centrómeros.

En el final de la anafase, los dos paquetes idénticos de cromosomas hijos se han separado y situado en polos opuestos.



2-39
Fotomicrografía de células en división del ápice radicular de la cebolla (Allium). Comparando las fases mitóticas ilustradas en las Figuras 2-37 y 2-38 con estas células, deberíamos ser capaces de identificar las fases mitóticas que aquí se observan.



2-41
Porción de un núcleo al final de la profase de una célula parenquimática de un tallo de equiseto (Equisetum hyemale). Las flechas señalan los poros en fragmentos de la envoltura nuclear que se halla en fase de ruptura.

2-40
Diagrama del cromosoma profásico. El DNA cromosómico se replicó durante la interfase, de modo que ahora cada cromosoma consta de dos partes idénticas, denominadas cromátidas, paralelas una a otra. Las cromátidas están unidas entre sí por su centrómero.

2-42
Porción de un cromosoma metafásico en una célula parenquimática de equiseto (Equisetum hyemale). Algunos microtúbulos (componentes de las fibras

MICROSCOPIA DE INMUNOFLUORESCENCIA DE LA TUBULINA Y LOS MICROTÚBULOS

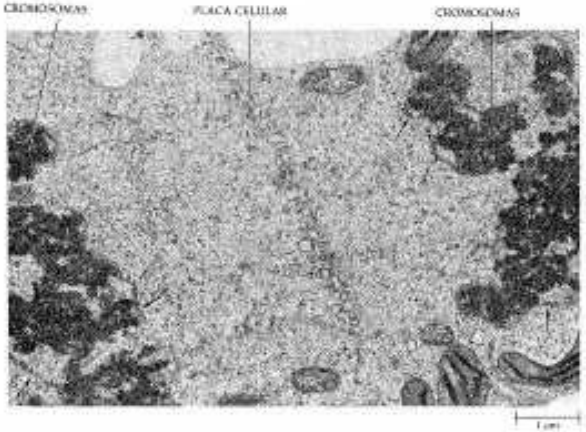
del huso penetran directamente dentro del denso material cromosómico del centrómero. Otros microtúbulos (aquí no se ven) se extienden de un polo al otro.

Telofase

Durante la *telofase* (Figura 2-38f) la separación de los dos juegos idénticos de cromosomas ha llegado a su fin y las envolturas nucleares se organizan alrededor de cada uno de ellos (Figura 2-43). Las membranas de estas envolturas nucleares derivan del retículo endoplasmático rugoso. El huso desaparece. En el curso de la telofase, los cromosomas se van indiferenciando, alargándose para transformarse de nuevo en finos filamentos. Los nucleolos también se reconstruyen en este momento. Cuando este proceso se ha completado y los cromosomas han desaparecido de la vista, la mitosis se ha completado y los dos núcleos hijos entran en interfase.

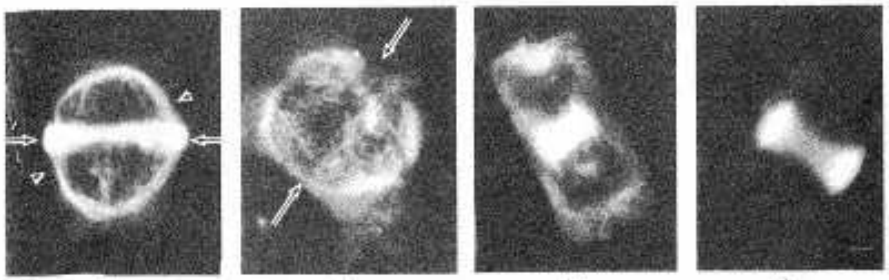
Durante la mitosis, los dos núcleos producidos son genéticamente equivalentes entre sí y con el núcleo del que proceden. Esto es importante, ya que el núcleo es el centro de control de la célula, como se describe con mayor detalle en el Capítulo 8. Contiene las instrucciones codificadas para la producción de proteínas, muchas de las cuales median en los procesos celulares actuando como enzimas y otras sirven directamente como elementos estructurales de la célula. El "manual de instrucciones" hereditario debe ser transferido exactamente a las células hijas y en los organismos eucarióticos, su exacta duplicación es asegurada gracias a la organización de los cromosomas y a su división en el proceso de la mitosis.

La duración de la mitosis varía según el tejido o el organismo implicado. Sin embargo, la profase es el período más largo y la anafase el más corto. En el ápice de la raíz, la duración relativa de cada uno de los cuatro períodos puede ser la siguiente: profase, 1 a 2 horas; metafase, 5 a 15 minutos; anafase, 2 a 10 minutos; y telofase 10 a 30 minutos. En cambio, la duración de la interfase puede ir de las 12 a las 30 horas.



2-43
En las células vegetales, a la separación de los cromosomas hijos le sigue la formación de la placa celular, que completa la separación de las células en división. Podemos observar las numerosas vesículas de Golgi fusionándose al inicio de la formación de la placa celular. Los dos grupos de cromosomas situados a cada lado de la placa celular en desarrollo se encuentran en telofase. Las flechas indican porciones de la envoltura nuclear reorganizándose alrededor de los cromosomas.

La microscopía de inmunofluorescencia se ha usado para revelar la localización de los microtúbulos en los distintos estadios de la división celular. Contrariamente a otros procedimientos, tiene la capacidad de proveer imágenes tridimensionales. Aquí, células del ápice radicular de la cebolla (*Allium cepa*) fueron teñidas con anticuerpos fluorescentes de tubulina, especialmente preparados, y fotografiados con un microscopio de fluorescencia. Los anticuerpos fluorescentes, que permanecen unidos a la proteína tubulina, revelan la localización de los microtúbulos. (a) La banda preprofásica de microtúbulos (flechas horizontales) rodean a la célula justo antes de la profase. Otros microtúbulos (cabezas de flecha) concentran la envoltura nuclear (no visible). (b) La banda preprofásica ha desaparecido y el área previamente ocupada por ella (flechas) aparece como una zona no fluorescente. Los microtúbulos del huso se extienden desde esta región hasta los polos. (c) Al principio de la telofase, después de que los cromosomas se han separado, nuevos microtúbulos forman un fragmoplasto, en el cual tiene lugar la formación de la placa celular. (d) A medida que la formación de la placa celular continúa, los microtúbulos se concentran donde la placa celular se extiende hacia fuera de las paredes de la célula en división.



Organización del huso mitótico

Como se ha mencionado previamente, el ensamblaje de los microtúbulos tienen lugar en puntos específicos denominados centros de organización de microtúbulos. En muchas células eucariotas, los centros de organización de microtúbulos responsables de la formación del huso mitótico están asociados a estructuras llamadas *centriolos*. Hasta hace poco se creía que los centriolos eran los centros de organización de los microtúbulos. Ahora está claro, sin embargo, que los centros de organización son estructuras amorfas y pobremente definidas en los polos del huso.

Citocinesis

Como se ha dicho anteriormente, la *citocinesis* es el proceso por el cual el citoplasma se divide. En la mayoría de los organismos la célula se divide por un crecimiento interno de la pared celular, si la hay, y por una constricción de la membrana citoplasmática, un proceso que corta a través de las fibras del huso. En todos los vegetales (briófitos y plantas vasculares) y en unas pocas algas, la división celular tiene lugar por la formación de la *placa celular* (Figuras 2-43 a 2-45).

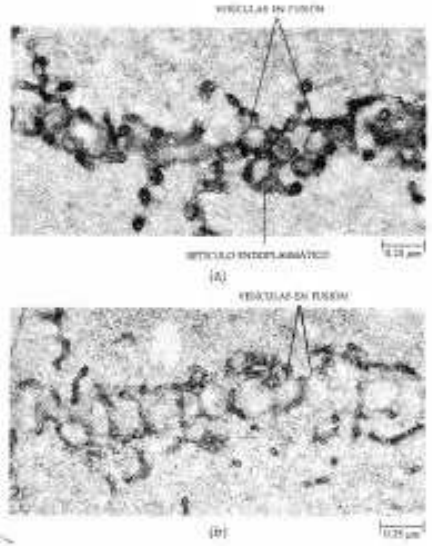
Al inicio de la telofase, un sistema de fibrillas en forma de barril, el llamado *fragmoplasto*, se forma entre los dos núcleos hijos. Las fibrillas del fragmoplasto, como las del huso mitótico, están compuestas por microtúbulos. Observando con el microscopio óptico, aparecen pequeñas gotas a través del plano ecuatorial del fragmoplasto que se fusionan gradualmente, formando la placa celular. La placa celular crece hacia fuera hasta que alcanza la pared de la célula en división, completándose la separación de las dos células hijas. Con la ayuda del microscopio electrónico, las gotitas que se van fusionando pueden ser observadas como vesículas derivadas del aparato de Golgi. Las vesículas contienen presumiblemente sustancias pécticas que forman la lámina media y con sus membranas contribuyen a la formación de la membrana citoplasmática a cada lado de la placa. Los plasmodesmos se forman en este momento, como segmentos del retículo endoplasmático tubular "capturados" entre los contenidos en fusión de las vesículas (Figura 2-44).

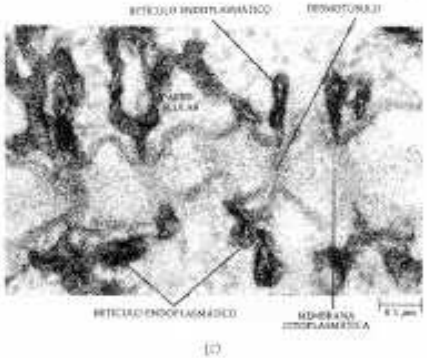
Siguiendo a la formación de la lámina media, cada protoplasto deposita una pared primaria contigua a la lámina media. Además, cada célula hija deposita una nueva capa de pared alrededor de todo el protoplasto; esta nueva pared es continua con la pared de la placa

2-44
Etapas progresivas de la formación de la placa celular en células de la raíz de la lechuga (Lactuca sativa), mostrando la asociación del retículo y pequeñas vesículas del dictiosoma fusionándose para formar los elementos laxamente dispuestos del retículo endoplasmático tubular. (b) Una etapa endoplasmática quedan atrapadas durante la consolidación de la placa celular. (c) Plasmodesmos maduros que consisten en un canal revestido de

2-45
Cambios en la distribución de los microtúbulos durante el ciclo celular y la formación de la pared en la citocinesis. (a) En la interfase, y en la

endoplasmático con la placa celular en desarrollo y el origen de los plasmodesmos. (a) Una etapa relativamente inicial, con numerosas vesículas en fusión. Fibras del retículo endoplasmático y las vesículas en fusión. (b) Una etapa avanzada que revela una relación estrecha entre el retículo endoplasmático y las vesículas en fusión. Fibras del retículo endoplasmático. (c) Una relación estrecha entre el retículo endoplasmático y la membrana citoplasmática y un túbulo, el desmotúbulo, del retículo endoplasmático.





celular (Figura 2-45). La pared original de la célula madre se estira y rompe a medida que las células hijas crecen.

RESUMEN

Toda la materia viva está formada por células. Las células son extremadamente variadas, con estructuras y funciones que van desde organismos unicelulares e independientes hasta los tipos de células más especializados e interdependientes que se encuentran en los complejos multicelulares de las plantas y los animales. Sin embargo, las células son claramente similares en su estructura básica. Todas las células están rodeadas por una membrana externa (conocida como la membrana citoplasmática o plasmalema). Dentro de esta membrana se halla el citoplasma y la información hereditaria en forma de DNA. Al conjunto de los componentes vivos de la célula se le denomina protoplasma.

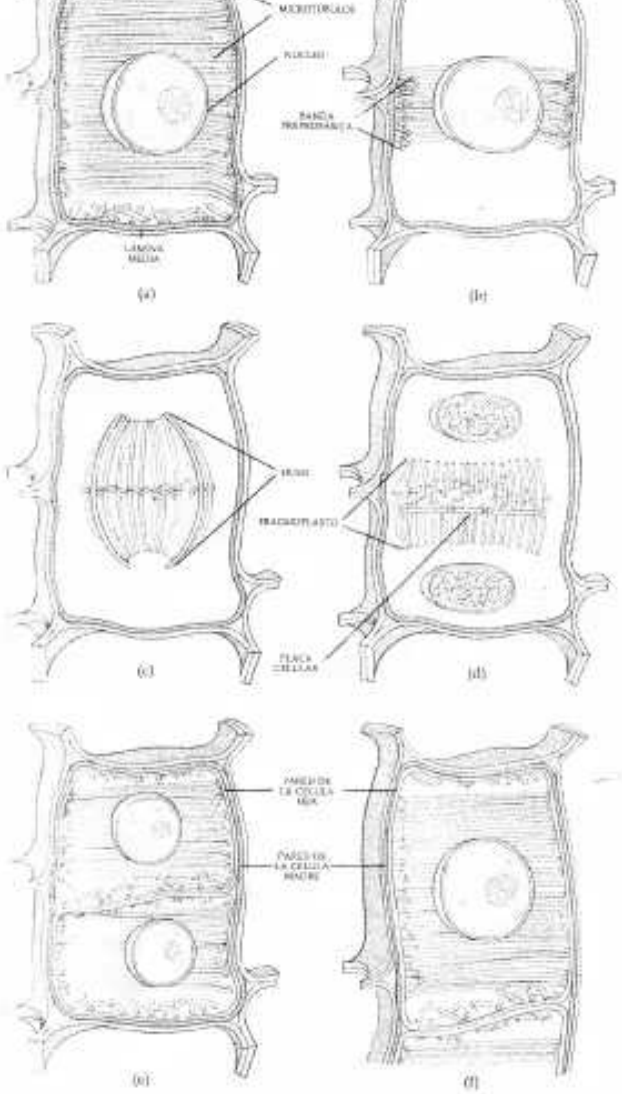
Las células son fundamentalmente de dos tipos: procariotas y eucariotas. Las células procariotas (bacterias) carecen de núcleo y de orgánulos con membrana, y actualmente están representadas por las bacterias, incluidas las cianobacterias. Las células eucariotas tienen un núcleo verdadero, están compartimentadas, y contienen distintas estructuras que realizan funciones diferentes.

Las células eucariotas están divididas en compartimentos con membranas que generalmente tienen una apariencia trilestratificada. Tales membranas se conocen como unidades de membrana. Las membranas no solo controlan la entrada y salida de materiales de la célula sino también la de los orgánulos.

Las células vegetales poseen, típicamente, una pared celular semirígida y el protoplasto, es decir, el conjunto de protoplasma dentro de la pared celular. El protoplasto incluye el citoplasma y el núcleo. La matriz citoplasmática, o sustancia base, de las células vegetales está frecuentemente en movimiento, fenómeno que se denomina flujo citoplasmático o ciclosis. La membrana citoplasmática, de una unidad de membrana, separa el citoplasma de la pared celular.

Además de la pared celular, las células vegetales se caracterizan por la presencia de vacuolas dentro del citoplasma. Estas son cavidades llenas de jugo celular, una solución acuosa de materiales que incluye toda una gama de sales, azúcares y otras sustancias. Las vacuolas juegan un importante papel en el crecimiento celular y en el mantenimiento de la rigidez tisular. Además, muchas vacuolas están implicadas en la degradación de macromoléculas y en el reciclaje de sus componentes dentro de la célula. La vacuola está rodeada de una unidad de membrana llamada tonoplasto. Las células jóvenes contienen habitualmente numerosas y pequeñas va-

diferenciación y crecimiento celulares, los microtúbulos se depositan justo en el interior de la membrana citoplasmática. (b) Justo antes de la profase, una banda anular de microtúbulos, la banda preprofásica, rodea al núcleo por un plano correspondiente al plano ecuatorial del futuro huso mitótico. (c) Durante la metafase, los microtúbulos se presentan en forma de huso. (d) A medida que el huso de microtúbulos desaparece, nuevos microtúbulos dan lugar al fragmoplasto entre los dos núcleos hijos. La placa celular se forma en el ecuador del fragmoplasto entre los dos núcleos y crece hacia los extremos hasta que alcanza la pared de la célula en división. (e) Cada célula hermana forma su propia pared primaria. (f) Con el crecimiento de las células hijas (aquí sólo se muestra la superior), la pared celular madre se desgarra. En (e) y (f) los microtúbulos se sitúan otra vez en la cara interna de la membrana citoplasmática.



cuolas que aumentan de tamaño y se fusionan en una sola, más grande, cuando la célula madura. El crecimiento de las vacuolas es la causa principal del aumento de tamaño de la célula.

El núcleo, que es el control central de la célula, a menudo en el crecimiento de la pared celular y en el movimiento de los flagelos.

Los microfilamentos son proteínas contráctiles compuestas de actina. Estos largos filamentos se presentan en manojos que se cree que juegan un papel crucial en la ciclosis. Los

CAPÍTULO 3

es la estructura más visible del protoplasto. Está rodeado por una envoltura nuclear compuesta por dos unidades de membrana. En el interior de la envoltura está la cromatina que se condensa en cromosomas visibles durante la división nuclear. La cromatina y los cromosomas están compuestos por DNA y proteínas.

Junto a las vacuolas y la pared celular, los plastos son componentes característicos de las células vegetales. Cada plasto está rodeado por una envoltura formada por dos unidades de membrana. Los plastos maduros se clasifican según los tipos de pigmentos que contienen: los cloroplastos contienen clorofila y pigmentos carotenoides; los cromoplastos contienen pigmentos carotinoides; y los leucoplastos no están pigmentados. Los cloroplastos contienen grana (paquetes de sacos aplanados de las membranas llamadas tilacoides) donde se localizan los pigmentos. Los distintos tipos de plastos pueden desarrollarse a partir de pequeños cuerpos incoloros denominados proplastos.

Las mitocondrias, como los plastos, están rodeados por dos unidades de membrana; la interna está replegada para formar un sistema membranoso interno extensivo, aumentando el área superficial utilizable por los enzimas y las reacciones asociadas con ellos. Las mitocondrias son el lugar principal de la respiración de las células eucariotas.

Además de los orgánulos, el citoplasma de las células eucariotas contiene dos sistemas membranosos: el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi. El retículo endoplasmático es un extenso sistema tridimensional de membranas. Puede tener numerosas conexiones con la envoltura nuclear y a menudo tiene numerosos ribosomas adheridos a él. Los ribosomas también se encuentran libres (no unidos al retículo endoplasmático) y, en los eucariotas, se presentan en el citoplasma y en el núcleo. Los ribosomas son los lugares donde los aminoácidos se enlazan para formar las proteínas. Durante la síntesis proteica, los ribosomas se acumulan en forma de racimos llamado polirribosomas, o polisomas.

La expresión aparato de Golgi abarca el conjunto de todos los dictiosomas o cuerpos de Golgi de una célula. Los dictiosomas son grupos de membranas aplanadas, en forma de disco, de donde brotan numerosas vesículas. Aparentemente, los dictiosomas son centros de empaquetamiento y recolección de hidratos de carbono complejos y otras sustancias que son transportadas a la superficie de la célula en vesículas. Las vesículas también sirven de fuente para el material de la membrana citoplasmática. El retículo endoplasmático y los dictiosomas están integrados en una unidad funcional llamada sistema endomembranoso.

Los microtúbulos son estructuras finas de longitud variable compuestas de subunidades de la proteína tubulina. Tienen funciones en la mitosis, en la formación de la placa celular, microfilamentos y los microtúbulos forman el citoesqueleto de la célula.

Los flagelos son estructuras en forma de pelo que se proyectan desde la superficie de muchos tipos distintos de células eucariotas, sirviendo de orgánulos locomotores. Todos los flagelos de las células eucariotas tienen la misma y altamente característica estructura de 9 + 2: esto es, un anillo externo de nueve pares de microtúbulos rodeando un par interno y central.

La pared celular es la mayor característica distintiva de la célula vegetal. Determina la estructura de la célula, la textura de los tejidos vegetales y muchas características importantes que distinguen a los vegetales como organismos. La pared celular puede estar compuesta de tres capas: la lámina media, la pared primaria y la pared secundaria. La celulosa está presente en las paredes celulares de las plantas en forma de fibrillas rígidas compuestas de un gran número de moléculas de celulosa. Estas fibrillas de celulosa se encuentran en una entramada matriz de moléculas no celulósicas, como las hemicelulosas y las pectinas. La lignina también puede estar presente en cada una de las tres capas de la pared pero es especialmente característica de la pared secundaria.

Las células con pared secundaria a menudo mueren después de que ésta se deposita y quedan como conductoras de agua o como estructuras rígidas de soporte.

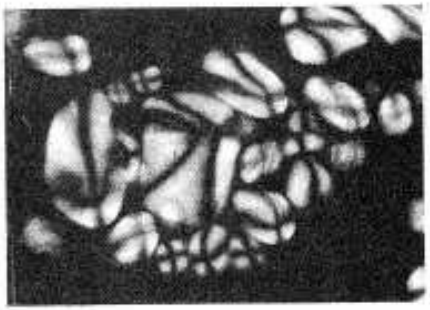
La integración de toda la planta se consigue mediante los plasmodesmos, que atraviesan las paredes y conectan los protoplastos de las células adyacentes.

Las células en división pasan por un ciclo celular que consiste en la interfase y la mitosis. La interfase puede dividirse en tres períodos: un período G_1 de crecimiento general y replicación de los orgánulos; un período S, durante el cual el material genético, DNA, es duplicado; y un período G_2 de síntesis de las estructuras implicadas en la mitosis.

Cuando la célula está en interfase, los cromosomas están en un estado desespiralizado y son difíciles de distinguir en el nucleoplasma. Durante la mitosis, el material cromosómico o cromatina se condensa, y cada cromosoma se puede ver en forma de dos hebras paralelas (las cromátidas) unidas entre sí por el centrómero. El centrómero se divide, y las cromátidas duplicadas (ahora llamadas cromosomas hijos) emigran a polos opuestos. La separación de los dos juegos idénticos de cromosomas se completa cuando la envoltura nuclear se forma alrededor de ellos. De esta manera el material genético es distribuido equitativamente entre los dos nuevos núcleos.

La mitosis, generalmente, es seguida por la citocinesis, la división del citoplasma. En las plantas y en algunas algas, el citoplasma es dividido por una placa celular que inicia su formación en la telofase mitótica. Una vez que el citoplasma se ha dividido, el protoplasto añade nuevas paredes celulares.

Composición molecular de las células



3-1
Granos de almidón en los amiloplastos de un tubérculo de patata, fotografiado con luz polarizada. El almidón, compuesto de carbono, hidrógeno y oxígeno, es el polisacárido de reserva por excelencia en los vegetales.

Como se ha discutido en el capítulo anterior, las estructuras básicas de todas las células son muy similares, a pesar de la gran variedad de células. Las similitudes son aún más notables cuando las examinamos a nivel molecular.

La Tierra y su atmósfera contienen 92 tipos distintos de átomos, o elementos. (Los principios químicos básicos que describen el comportamiento de estos elementos se revisan en el Apéndice A.) De todos estos tipos distintos de átomos, sólo unos pocos fueron seleccionados en el curso de la evolución para formar el material altamente organizado y complejo de las células de los seres vivos. De hecho, como se muestra en la Tabla 3-1, cerca del 99 por ciento (en peso) de la materia viva (protoplasma) se compone únicamente de seis elementos. En las células, tales elementos se encuentran principalmente en los compuestos orgánicos y, en particular, en el agua.

El agua constituye más de la mitad de todo tejido vivo y más del 90 por ciento de la mayoría de los tejidos vegetales. (Ver el Apéndice A para repasar algunas propiedades importantes del agua.) Por el contrario, iones como el potasio (K^+), sodio (Na^+) y calcio (Ca^{2+}) significan no más del uno por ciento. Casi todo el tejido restante, químicamente hablando, está compuesto de moléculas orgánicas.

Tabla 3-1 *Composición atómica de tres organismos representativos (porcentaje por peso fresco)*

ELEMENTO	HOMBRE	ALFALFA	BACTERIAS
C	19,37	11,34	12,14
H	9,31	8,72	9,94
N	5,14	0,83	3,04
O	62,81	77,90	73,68
P	0,63	0,71	0,60
S	0,64	0,10	0,32
C H N O P S total:	97,90	99,60	99,72

Fuente: H.J. Morowitz *Energy Flow in Biology* (New York: Academic Press, 1968).

COMPUESTOS ORGÁNICOS

Los compuestos orgánicos, por definición, son compuestos que contienen carbono. Además de carbono, casi todos los compuestos orgánicos contienen hidrógeno y, la mayoría de ellos, también oxígeno (Figura 3-1). El nitrógeno y el azufre son menos frecuentes que el oxígeno, y sólo un pequeño porcentaje de compuestos orgánicos contienen otros elementos. Cuando el protoplasma está formado por relativamente pocos tipos de sustancias, los átomos de esos pocos elementos se disponen para formar relativamente pocos compuestos orgánicos que, combinados de manera distinta, constituyen la mayoría del peso seco de los organismos vivos. Los cuatro tipos principales de compuestos orgánicos son los hidratos de carbono, los lípidos, las pro-

teínas y los ácidos nucleicos (ver Tabla 3-2, página 53).

HIDRATOS DE CARBONO

molécula de agua en cada enlace) para formar nuevamente las unidades monosacáridas. La hidrólisis es una reacción exergónica; la energía química de enlace de sus productos es menor que la de la molécula original. Así, en esta reacción se libera energía. Inversamente, la

DATACIÓN POR CARBONO RADIACTIVO

HIDRATOS DE CARBONO

Los hidratos de carbono (azúcares, almidón y varias sustancias relacionadas) son compuestos que contienen carbono combinado con hidrógeno y oxígeno. Los hidratos de carbono son los compuestos orgánicos más abundantes de la naturaleza. Las grandes moléculas que están compuestas por subunidades similares o idénticas se denominan *polímeros*; las subunidades se denominan *monómeros*. En el caso de los hidratos de carbono, los monómeros son monosacáridos y los polímeros polisacáridos.

Monosacáridos y disacáridos

Los *monosacáridos* son los hidratos de carbono más simples; están compuestos por una cadena de átomos de carbono con átomos de hidrógeno y oxígeno enlazados en la proporción de un átomo de carbono a dos de hidrógeno y uno de oxígeno (CH_2O). En la Figura 3-2 podemos ver algunos ejemplos de monosacáridos comunes. Como muestra la figura, los azúcares de cinco y seis carbonos también pueden existir en forma de anillo; de hecho, se encuentran normalmente de esta manera cuando se hallan disueltos en agua.

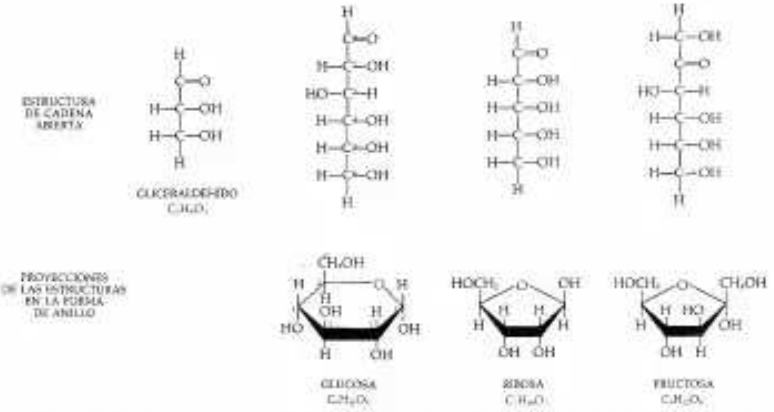
Los *disacáridos* están compuestos por dos monosacáridos. Como se observa en la Figura 3-3, la unión se realiza con la pérdida de una molécula de agua por cada par de moléculas de monosacáridos. Estas moléculas pueden separarse por *hidrólisis* (la adición de una unión de dos monosacáridos entre sí para formar un disacárido requiere la entrada de energía.

La glucosa, un monosacárido, es la forma habitual de transporte de azúcar a través de los sistemas animales. Una combinación de glucosa y fructosa da lugar a la sacarosa, la forma en que se transporta la mayoría de los azúcares en las plantas. El azúcar común de mesa (de caña o de remolacha) es sacarosa. La lactosa (azúcar de la leche) es un disacárido compuesto de glucosa y galactosa.

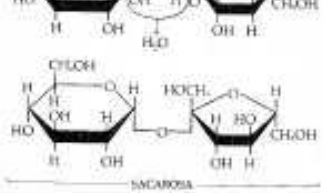
En todas las células vegetales la fotosíntesis es la fuente esencial de azúcar. En el proceso de la fotosíntesis, la energía del sol se convierte en la energía química necesaria para formar una molécula de azúcar. Cuando la molécula de azúcar se rompe, la energía de los enlaces químicos se libera.

Polisacáridos

Los *polisacáridos* están formados por monosacáridos unidos entre sí en largas cadenas. Algunos polisacáridos son formas de reserva de azúcar. El *almidón*, que está constituido por muchas moléculas de glucosa (residuos de glucosa), es el polisacárido de reserva por excelencia de las plantas (Figuras 3-1 y 3-4); y el glucógeno lo es en los hongos, bacterias y animales. Estos hidratos de carbono deben hidrolizarse antes de ser utilizados como fuente de energía o de ser transportados a través de los sistemas vivos.

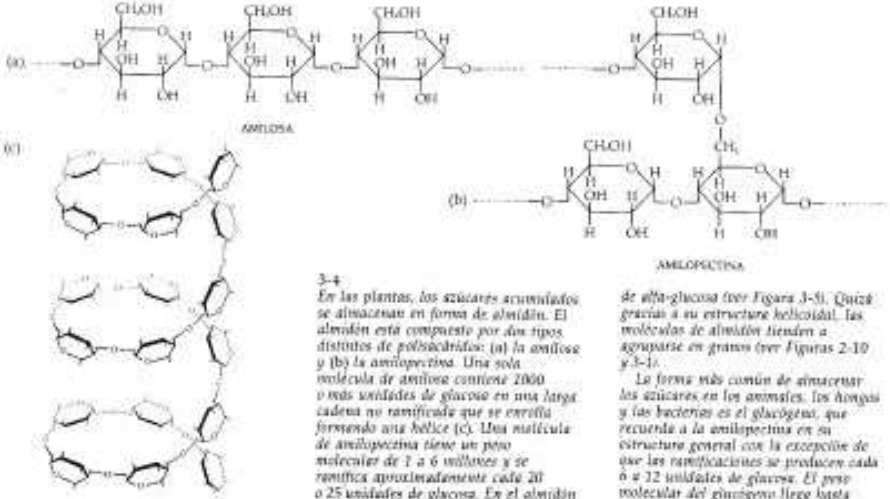


3-2
Ejemplos de monosacáridos de importancia biológica. Los azúcares de cinco carbonos (pentosas) y los de seis carbonos (hexosas) pueden existir en forma de cadena o de anillo, como se ve aquí. La posición que ocupa cada átomo de carbono tiene su número. Aquí se muestra la numeración de los átomos de carbono de las dos formas de la molécula de glucosa. Por convención, los átomos de carbono no figuran en las formas cíclicas; se asume que están en cada esquina del anillo.



3-3
Los monosacáridos glucosa y fructosa pueden combinarse para formar el disacárido sacarosa. Normalmente la sacarosa es la forma en la que se transporta el azúcar en las plantas. Los enlaces entre los monosacáridos se han formado con la pérdida de una molécula de agua. La formación de sacarosa requiere un gasto energético por parte de la célula de 5,5 kcal por mol.

Todos los materiales orgánicos contienen carbono. Todo este carbono existía previamente en forma de dióxido de carbono y entró a formar parte de los seres vivos mediante la fotosíntesis. La mayoría de los átomos de carbono presentes en forma de dióxido tienen un peso atómico de 12 (^{12}C), pero una proporción fija de átomos son de carbono 14 (^{14}C), un isótopo radiactivo del carbono. El carbono 14 se produce por el bombardeo de partículas de alta energía procedentes del espacio exterior y se presenta en pequeñas cantidades en forma de dióxido de carbono pesado. Las células vegetales usan el dióxido de carbono para sintetizar glucosa y otras moléculas orgánicas, aceptando el $^{14}CO_2$ casi tan fácilmente como el $^{12}CO_2$. Todos los animales dependen directa o indirectamente de los productos del metabolismo vegetal para su alimentación; de esta manera una proporción fija de los átomos de carbono presentes en los seres vivos corresponden a carbono 14 radiactivo. Después de la muerte ya no se ingiere carbono y las proporciones varían, puesto que el carbono 14 se desintegra lentamente y el carbono 12 se mantiene igual. El carbono 14 tiene una vida media de 5730 años, de manera que un fósil de esta edad deberá contener justo la mitad de carbono 14 que una planta viva. Objetos, como un fósil o incluso estructuras de madera construidas por el hombre o algún tipo de material vivo en otro tiempo, pueden ser datados con bastante precisión midiendo la relación $^{14}C/^{12}C$. La datación mediante carbono radiactivo es particularmente útil en los estudios arqueológicos. Este método de datación depende del supuesto de que la proporción de $^{14}C/^{12}C$ ha permanecido constante en la atmósfera durante el lapso de tiempo que se estudia. Las pruebas nucleares que



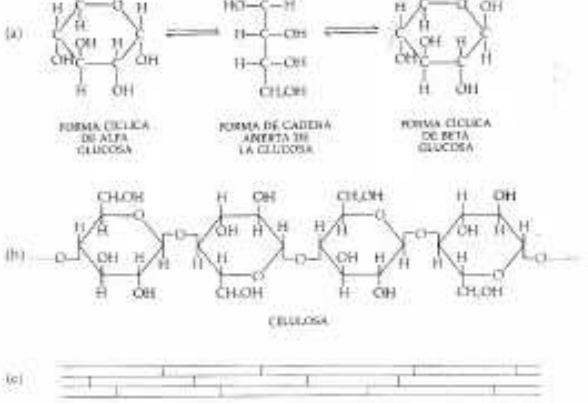
3-4
En las plantas, los azúcares acumulados se almacenan en forma de almidón. El almidón está compuesto por dos tipos distintos de polisacáridos: (a) la amilosa y (b) la amilopectina. Una sola molécula de amilosa contiene 1000 o más unidades de glucosa en una larga cadena no ramificada que se enrolla formando una hélice (c). Una molécula de amilopectina tiene un peso molecular de 1 a 6 millones y se ramifica aproximadamente cada 20 o 25 unidades de glucosa. En el almidón las unidades de glucosa son monómeros de alfa-glucosa (ver Figura 3-5). Quizá gracias a su estructura helicoidal, las moléculas de almidón tienden a agruparse en granos (ver Figuras 2-10 y 3-1).

La forma más común de almacenar los azúcares en los animales, los hongos y las bacterias es el glucógeno, que recuerda a la amilopectina en su estructura general con la excepción de que las ramificaciones se producen cada 6 a 12 unidades de glucosa. El peso molecular del glucógeno llega hasta 100 millones.

3-5
(a) En los sistemas vivos, las formas anillo alfa y anillo beta de la glucosa se encuentra en equilibrio. Para pasar de una estructura cíclica a la otra las

3-7
Los compuestos pécticos están constituidos por residuos de ácido

cantidad de energía que otros compuestos orgánicos durante la oxidación. Las grasas producen, en promedio, alrededor de 9,3 kcal por gramo, comparado con las



MODELO DE LAS MOLÉCULAS DE CELULOSA ENTRELAZADAS POR PUENTES DE HIDRÓGENO

Las moléculas pasan por la forma de cadena abierta. Mientras que el almidón consta de monómeros de alfa-glucosa, la celulosa (b) está formada enteramente por monómeros de beta-glucosa. Los grupos –OH (en color), que se proyectan a ambos lados de la cadena, forman puentes de hidrógeno con los grupos –OH colindantes, dando lugar a la formación de manojos de cadenas paralelas entrelazadas (c). En la molécula de almidón, la mayoría de los grupos –OH capaces de formar puentes de hidrógeno se disponen en la cara externa de la hélice.

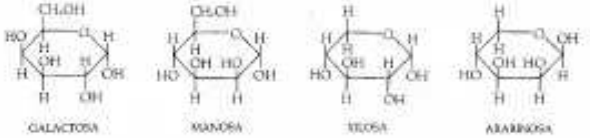
actualmente se han malizado en la atmoetera impedirán que los arqueólogos del futuro fechen la historia de nuestros días por este método.

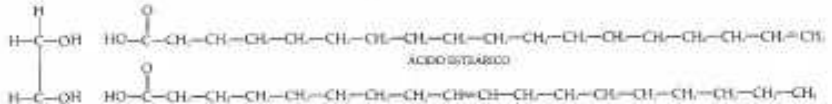
Los polisacáridos también son importantes componentes estructurales. En las plantas, el principal polisacárido estructural es la celulosa (Figura 3-5). Además, la celulosa es el polisacárido más abundante de la naturaleza. Aunque la celulosa está constituida por el mismo tipo de materiales que el almidón, la disposición de sus largas cadenas moleculares le da rigidez y, por lo tanto, su papel biológico es muy distinto. Por otra parte, la celulosa no se hidroliza fácilmente debido a que los enlaces que unen las unidades de glucosa son distintos a los del almidón. Además de celulosa, la pared celular de las plantas puede contener toda una variedad de otros polisacáridos (Figura 3-6), sustancias pécticas (pectinas) (Figura 3-7) y lignina.

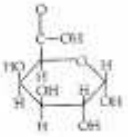
Una vez que los monosacáridos se han incorporado a la pared celular en forma de celulosa, ya no pueden utilizarse como fuente de energía por parte de la planta. De hecho, sólo algunas bacterias, hongos, protozoos y muy pocos animales (el pez de plata, por ejemplo), poseen un sistema de enzimas capaz de degradar la celulosa. Otros organismos, como el ganado vacuno (y otros rumiantes), las termitas y las cucarachas, pueden utilizar la celulosa como fuente de energía sólo porque contienen en sus aparatos digestivos los microorganismos adecuados (que poseen el sistema enzimático necesario).

La quitina es otro polisacárido estructural importante; es el componente estructural principal de la pared celular de los hongos y de otras cubiertas relativamente duras, o exoesqueletos, de insectos y crustáceos. El monómero de la quitina es un azúcar de seis carbonos al que se ha añadido un grupo que contiene nitrógeno (ver Figura 13-5, página 198).

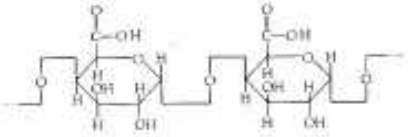
3-6
Unidades de algunos polisacáridos distintos de la celulosa que se encuentran comúnmente en las paredes celulares de las plantas. Los monosacáridos que se muestran aquí son las unidades de los polisacáridos denominados, respectivamente, galactanos, mananos, xilanos y arabinanos.







derivado de la glucosa. El ácido péctico es el compuesto representado en (b). Las sales de calcio y magnesio del ácido péctico forman la mayor parte de la lámina media que une a las células vegetales adyacentes. En la pectina y la protopectina diferentes proporciones de iones hidrógeno (en color) son reemplazados por grupos metilo (–CH₃). La protopectina es un constituyente común de la pared celular y es menos soluble que la pectina, que comúnmente se halla disuelta en los jugos vegetales.



LÍPIDOS

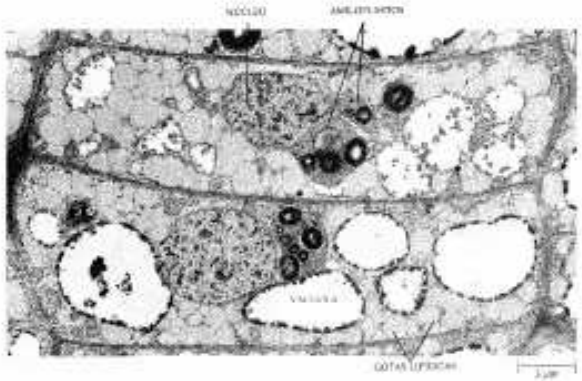
Los lípidos son las grasas y sustancias parecidas. Presentan dos características distintivas principales: (1) generalmente son hidrófobas ("repelen el agua") y por ello insolubles en agua (aunque son solubles en otros lípidos), y (2) poseen un gran número de enlaces carbono-hidrógeno y, en consecuencia, liberan una mayor 3,8 kcal por gramo de hidratos de carbono. Estas dos características de los lípidos determinan su papel como materiales estructurales y de reserva energética.

Grasas

La grasa es la forma principal en la que se almacenan los lípidos (Figura 3-8). Algunos vegetales almacenan sus reservas energéticas en forma de grasas (aceites), especialmente en semillas y frutos. Las células sintetizan grasas a partir de azúcares. Una grasa está compuesta por tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol (Figura 3-9). Los ácidos grasos son largas cadenas hidrocarbonadas que poseen un grupo carboxilo terminal que les otorga características de ácido débil. El glicerol forma un enlace con el grupo carboxilo, liberando una molécula de agua. De esta manera el glicerol sirve como aglutinante o porteador para los ácidos grasos. (Del mismo modo que los polisacáridos y las proteínas, las grasas se degradan por hidrólisis.)

La naturaleza física de la grasa está determinada por la longitud de la cadena de los ácidos grasos y por si son *saturados* o *insaturados*. En los ácidos grasos saturados, todos los átomos de carbono se unen a tantos átomos de hidrógeno como es posible. Los ácidos grasos insaturados contienen átomos de carbono unidos por enlaces dobles; tales átomos de carbono pueden formar enlaces adicionales con otros átomos (de ahí el término de "insaturado"). Las grasas insaturadas, que suelen ser aceites líquidos, son más comunes en las plantas que en los animales; por ejemplo, el aceite de girasol, de cacahuete, de maíz y de oliva. Las grasas animales, como la manteca y la mantequilla, contienen ácidos grasos saturados y normalmente poseen temperaturas de fusión más elevadas que las grasas insaturadas.

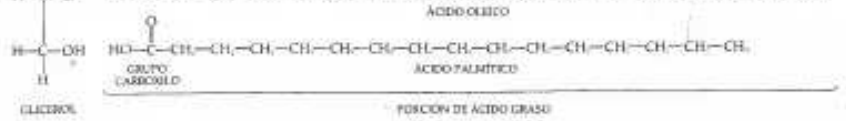
3-8
Dos células del cambium del tallo carnoso y subterráneo de Isoetes muricata. Durante el invierno estas células contienen gran cantidad de grasa almacenada en forma de gotas lipídicas. Además, los hidratos de carbono se almacenan en forma de almidón en el interior de los amiloplastos. Se pueden observar bastantes vacuolas en cada una de las células. El material denso que rodea las vacuolas es tanino.



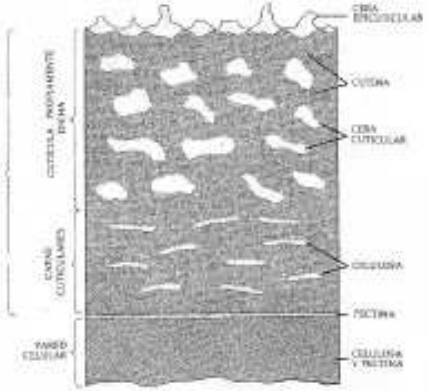
3-11
Haz de una hoja de Eucalyptus cloeziana mostrando los depósitos de cera epicuticular. Debajo de estos

3-12
Una molécula de fosfolípido está formada por dos ácidos graso unidos a una molécula de glicerol, como en una

la terre R. Las colas de los ácidos grasos son no polares (carecen de carga positiva o negativa) y por lo tanto son



3-9
Una molécula de grasa consiste en tres ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol. Como sucede en los polisacáridos, estos enlaces se forman con liberación de moléculas de agua (los átomos implicados en esta hidrólisis se muestran en color). Se dice que un ácido graso, como el esteárico, es saturado cuando cada átomo de carbono se une a tantos átomos de hidrógeno como es posible. Se dice que es insaturado cuando algún átomo de carbono sólo se une a un átomo de hidrógeno y no a dos, como ocurre en el ácido oléico. Los ácidos grasos insaturados son más comunes en las plantas que en los animales.



3-10
Diagrama que muestra las distintas capas de la cutícula. La primera capa, la epicuticular, está compuesta totalmente de cera. La segunda capa, la cutícula propiamente dicha, está formada por cera y cutina, mientras que la siguiente capa, la cuticular, está formada por celulosa y cutina. La cera también puede estar presente en la capa cuticular. Además, puede encontrarse una capa de pectina entre la cutícula y la pared celular, esta última está formada por celulosa y pectina.

Cutina, suberina y ceras

La *cutina* y la *suberina* son los únicos polímeros lipídicos insolubles importantes como componentes estructurales de muchas paredes celulares. La función principal de estos polímeros es la de formar las matrices en las que se embeben las *ceras* (compuestos lipídicos de cadena larga). La cutina y las ceras o la suberina y las ceras forman barreras que evitan la pérdida de agua y de otras moléculas en las partes aéreas de la planta. En particular, las ceras son las que forman la barrera más importante.

La cutina, junto con sus ceras embebidas, forma la *cutícula*, que cubre las paredes externas de las células epidérmicas. Como se ve en la Figura 3-10, la cutícula posee una estructura complicada que consta de varias capas. La primera capa está formada por ceras depositadas en la superficie como una cera epicuticular (Figura 3-11). Debajo de la cera epicuticular se encuentra la cutícula propiamente dicha, constituida por cera cuticular y cutina. Todo ello puede estar seguido por una o más capas cuticulares formadas de celulosa, cutina y cera. Finalmente, puede presentarse una capa de pectina entre la cutícula y la pared celular.

La suberina, el componente principal de las paredes celulares del súber, se encuentra también en la banda de Caspary de las células endodérmicas (ver página 406) y en las paredes celulares de la vaina vascular de las hojas de las gramíneas. Observadas con el microscopio electrónico, las paredes suberizadas poseen una apariencia lamelar o estratificada, con bandas claras que alternan con bandas oscuras (ver Figura 21-13). Se cree que las bandas claras están compuestas de ceras y las oscuras de suberina. Algunas cutículas también tienen una apariencia lamelar.

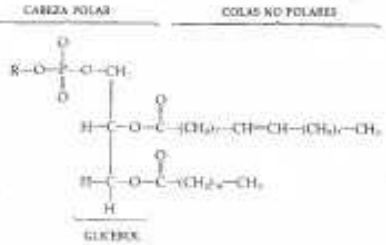
Fosfolípidos

Los fosfolípidos son compuestos en los que el glicerol está unido únicamente a dos ácidos grasos y con el tercer espacio ocupado por una molécula que contiene fósforo (Figura 3-12); están estrechamente relacionados con las grasas. Los fosfolípidos son muy importantes en la estructura celular, particularmente en las membranas celulares.

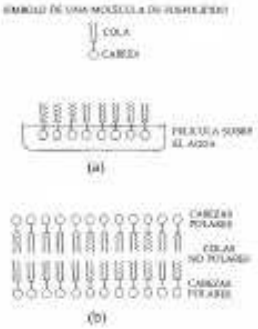
El extremo fosfatado de la molécula del fosfolípido es hidrófilo ("atrae el agua") y por ello es soluble en agua, contrariamente a los ácidos grasos hidrófobos. Si se añaden fosfolípidos al agua, tienden a formar una película en su superficie, con las cabezas polares dentro

depósitos se encuentra la cutícula, una capa cérea que cubre las paredes externas de las células epidérmicas. Las ceras protegen las superficies vegetales expuestas a la pérdida de agua.

grasa, y por un grupo fosfato (en color) unido al tercer carbono de glicerol. El grupo fosfato normalmente contiene un radical químico adicional, indicado con hidrófilas (insolubles en agua); la cabeza polar, que contiene el fosfato y los grupos R, es hidrófila (soluble).



3-13
La combinación de glicerol con fosfato es hidrófila (soluble en agua), mientras que los ácidos grasos son hidrófobos. Por consiguiente, cuando los ponemos en agua, las moléculas tienden a formar una película (a) sobre la superficie del agua, con las cabezas polares o hidrófilas bajo ella y las colas no polares o hidrófobas sobresaliendo de la misma. En la célula tienden a alinearse en capas (b) con sus cabezas solubles en la cara externa.



del agua y las cadenas de los ácidos grasos insolubles (colas) sobresaliendo (Figura 3-13a). En el interior acuoso de la célula, los fosfolípidos tienden a alinearse en hileras, con los ácidos grasos insolubles orientados cara a cara y los extremos fosfatados hacia afuera (Figura 3-13b). Tales configuraciones son importantes en la estructura de las membranas celulares (ver página 62).

PROTEÍNAS

Las proteínas, como los polisacáridos, son polímeros formados por un cierto número de unidades similares. En las proteínas, los monómeros moleculares son moléculas que contienen nitrógeno, denominadas *aminoácidos*. En todas las proteínas se encuentra el mismo conjunto típico de 20 aminoácidos pero, debido a que las moléculas de proteína son grandes y complejas (a menudo con algunos cientos de aminoácidos) el número de secuencias distintas de aminoácidos y, por consiguiente, la posible variedad de moléculas proteicas es enorme. Como veremos seguidamente, la secuencia de aminoácidos en una proteína determinada es muy importante porque determina su estructura y por consiguiente su función. Una sola célula de la bacteria *Escherichia coli* puede contener de 600 a 800 tipos distintos de proteínas en cada momento, y la célula vegetal o animal probablemente posee varias veces este número.

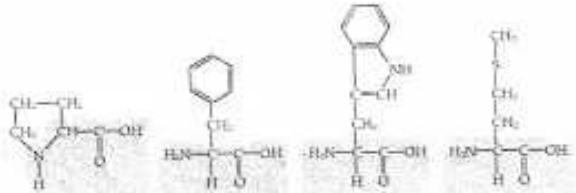
En las plantas, la mayor concentración de proteínas se da en las semillas, en las que hasta el 40 por ciento del peso seco puede ser proteínico. Estas proteínas actúan como formas de almacenamiento de los aminoácidos que serán utilizados por el embrión en el momento de la germinación de la semilla.

3-14
Cada aminoácido contiene un grupo amino (–NH_2) y un grupo carboxilo (–COOH) unidos a un átomo de

Tabla 3-2 *Algunas clases importantes de compuestos orgánicos*

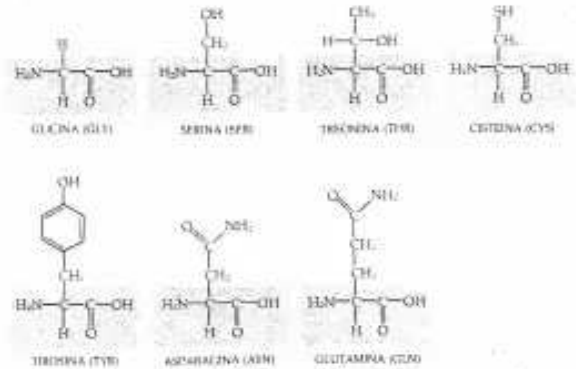
COMPUESTOS ORGÁNICOS	FUNCIONES	COMPONENTES	COMPOSICIÓN

carbono central. En el mismo carbono se enlazan un átomo de hidrógeno y un grupo radical R. El grupo radical R es distinto para cada tipo de aminoácido. Esta estructura básica es la misma para todos los aminoácidos.



Aquí tenemos los 20 tipos de aminoácidos encontrados en las proteínas. Como se puede observar, tienen la misma estructura básica; se diferencian únicamente por sus grupos radicales. Gracias a los diferentes grupos radicales los aminoácidos pueden ser no polares (no hay diferencia de carga entre uno y otro extremo de la molécula), polares (con dos cargas pero en equilibrio de manera que el aminoácido parece no cargado), cargados negativamente (ácidos), o cargados positivamente (básicos). Las moléculas no polares son insolubles en agua, mientras que las cargadas y las polares sí lo son.

POLARES NO CARGADOS:



ÁCIDOS (CARGADOS NEGATIVAMENTE):

BÁSICOS (CARGADOS POSITIVAMENTE):

Hidratos de carbono	Fuente energética, material estructural, unidades de constitución de otras moléculas	Azúcares simples	Carbono, hidrógeno y oxígeno
Lípidos	Almacenamiento de energía, material estructural, barrera contra la pérdida de humedad	Ácidos grasos, glicerol	Carbono, hidrógeno y oxígeno
Proteínas	Materiales estructurales, enzimas	Aminoácidos	Carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y azufre
Ácidos nucleicos	Síntesis proteica	Nucleótidos (bases nitrogenadas, azúcares y fosfatos)	Carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y fósforo

Aminoácidos

La estructura básica de un aminoácido se especifica en el pie de la Figura 3-14. Consta de un grupo amino y un grupo carboxilo enlazados a un átomo de carbono, el carbono alfa. La "R" representa el radical o resto de la molécula, cuya estructura varía de un aminoácido a otro. Es este grupo R el que determina la identidad de un aminoácido particular. En la Figura 3-14 se puede observar la estructura completa de los 20 aminoácidos conocidos.

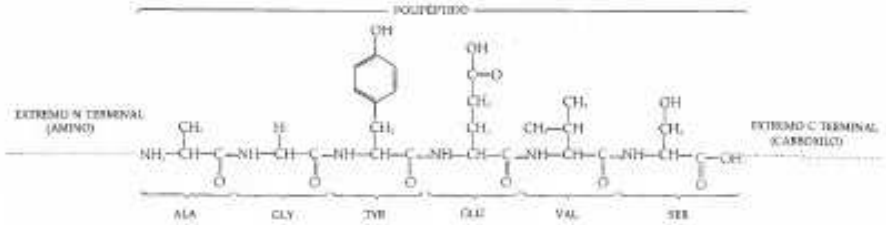
Los aminoácidos se agrupan según sus cargas eléctricas. Estas cargas son importantes para determinar las propiedades de los distintos aminoácidos y, en particular, de las proteínas que forman.

Polipéptidos

Una cadena de aminoácidos se denomina *polipéptido*. Como en el caso de los polisacáridos, se libera una molécula de agua en la formación de cada enlace de la cadena. El grupo amino de un aminoácido se enlaza siempre con el grupo carboxilo del aminoácido siguiente; este enlace se denomina *enlace peptídico* (Figura 3-15). A menudo, a las subunidades de aminoácidos de un polipéptido se les llama residuos aminoácidos. La manera de unirse los aminoácidos entre sí hace que siempre exista un grupo amino libre en un extremo de la cadena y un grupo carboxilo libre en el extremo opuesto. El extremo con el grupo amino se denomina N terminal; el opuesto, con el grupo carboxilo, es el C terminal.

Los aminoácidos pueden entrelazarse mediante puentes disulfuro, esto es, un enlace de tipo covalente que se forma entre dos átomos de azufre de dos residuos de cisteína. Un puente disulfuro puede unir dos residuos de cisteína de una misma cadena de polipéptido o de dos cadenas distintas (Figura 3-16).

Las proteínas son grandes polipéptidos; tienen pesos moleculares que oscilan desde 10^4 (10 000) a más de 10^6 (1 000 000). En comparación, el agua posee un peso molecular de 18 y la glucosa de 180. (El peso molecular



3-15
Los enlaces entre los residuos de aminoácidos se denominan enlaces peptídicos. Los enlaces peptídicos se forman con la pérdida de una molécula de agua, como los enlaces entre los residuos de azúcares. Los enlaces, presentados aquí en color, se forman siempre entre un grupo carboxilo (–COOH) de un aminoácido y el grupo amino (–NH_2) del siguiente. En consecuencia, la estructura básica de una proteína es una molécula larga y no ramificada. La disposición lineal de los aminoácidos se denomina estructura primaria de la proteína. El extremo con el grupo amino se llama N terminal; el otro, con el grupo carboxilo, es el C terminal.

medio de un residuo de aminoácidos es de 120; si se recuerda esta cifra se puede calcular rápidamente el número aproximado de aminoácidos de una proteína en base a su peso molecular total. La manera de determinar los pesos moleculares se describe en el Apén-

peptídica. Cada tipo de proteína posee una estructura primaria diferente –una proteína es como una "palabra" formada por una secuencia particular de aminoácidos o "letras"–. La estructura primaria de una proteína, el enzima lisozima, se puede observar en la Figu-

una proteína–. En la Figura 3-18 se observa el repliegue de una cadena del enzima lisozima. La mayoría de las proteínas biológicamente activas, como los enzimas, son globulares. Las proteínas especializadas de las membranas celulares también poseen una estructura

cambios físicos o químicos del medio, como el calor o un aumento de la acidez. Este tipo de ruptura se denomina desnaturalización. La coagulación de la clara de un huevo durante la ebullición es un ejemplo común de una desnaturalización proteica. Cuando las protei-

dice A.)

Niveles de organización de una proteína

La secuencia de aminoácidos en una cadena polipeptídica constituye la *estructura primaria* de la proteína. Las cadenas polipeptídicas a menudo se enrollan en una hélice *(estructura secundaria)* y la hélice puede replegarse para dar lugar a una molécula de proteína globular *(estructura terciaria)*. Finalmente, las cadenas polipeptídicas de una proteína con dos o más cadenas pueden interaccionar para formar la *estructura cuaternaria*.

Estructura primaria

La estructura primaria de una proteína es simplemente la secuencia lineal de aminoácidos en la cadena polipeptídicas, que pueden ser o no idénticas. Muchos enzimas están formados por dos o más cadenas polipeptídicas.

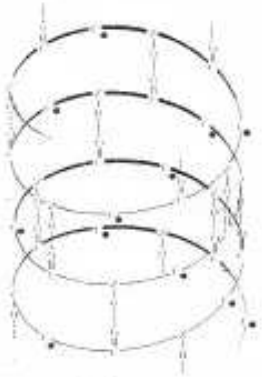
3-16
Obtenemos la estructura primaria del enzima lisozima en este modelo bidimensional. La lisozima es una proteína que contiene 129 aminoácidos. Estos forman una cadena polipeptídica estabilizada en cuatro puntos por puentes disulfuro (–S–S–). (De The Three-Dimensional Structure of an Enzyme Molecule *por D.C. Phillips. Copyright 1966 de Scientific American, Inc.)*

Estructura secundaria

En la célula, las cadenas de polipéptidos no se unen entre sí de manera plana, como usualmente se representan en la mayoría de los diagramas; sino que adoptan espontáneamente estructuras enrolladas. Esta disposición tridimensional es la estructura secundaria de una proteína. La estructura secundaria más común es la hélice alfa, que recuerda una escalera de caracol (Figura 3-17). La hélice alfa posee una geometría muy uniforme, con una vuelta de hélice cada 3,6 aminoácidos. La estructura helicoidal de una cadena polipeptídica se mantiene gracias a los puentes de hidrógeno que se establecen entre las sucesivas vueltas de la hélice, con el átomo de hidrógeno de un grupo amino de un determinado aminoácido enlazado con un átomo de oxígeno de un grupo carboxilo de otro aminoácido de la siguiente vuelta de la hélice.

Estructura terciaria y cuaternaria

Las cadenas polipeptídicas pueden replegarse para formar estructuras globulares –la estructura terciaria de los nucleótidos son la adenina y la guanina, ambas presentes en el RNA y en el DNA. El DNA y el RNA también contienen azúcares ligeramente distintos: el DNA contiene desoxirribosa y el RNA ribosa. "Desoxi" significa "menos un oxígeno", o como se observa en la

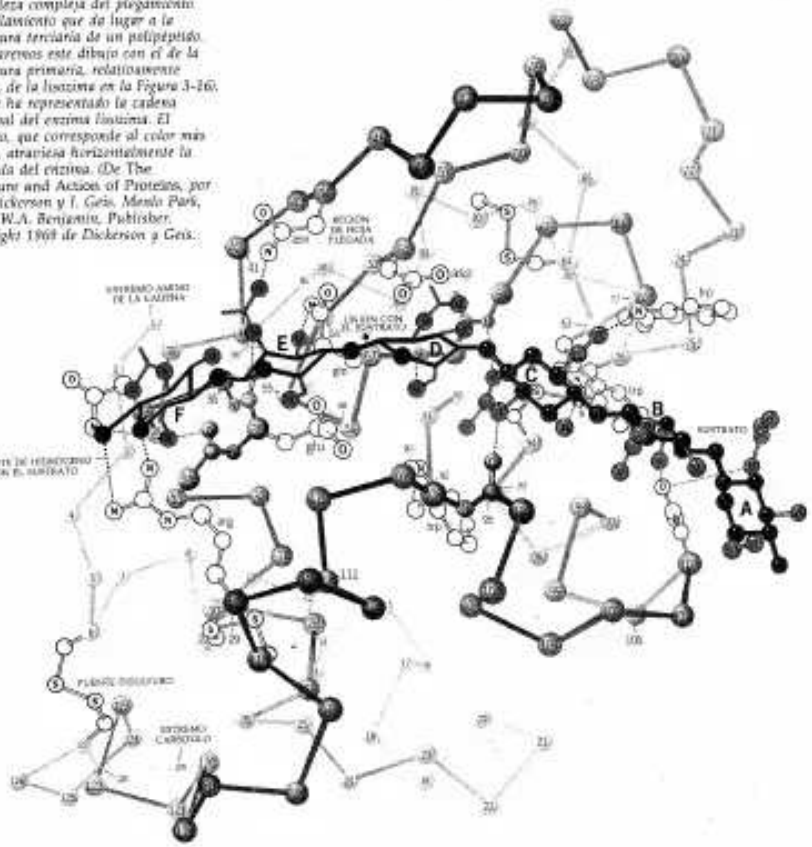


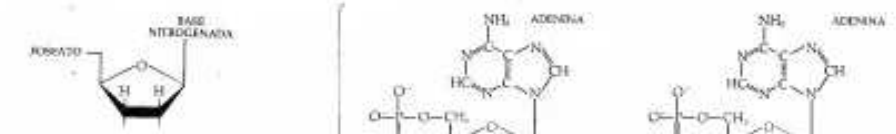
3-17
La hélice alfa. La forma de hélice se mantiene gracias a los puentes de hidrógeno, indicados por líneas de puntos. Los puentes se forman entre el átomo de oxígeno del grupo carboxilo de un aminoácido y el grupo amino de otro aminoácido separado del anterior por cuatro aminoácidos de la cadena. Los grupos R, no representados en este diagrama, están unidos a los carbonos señalados con puntos coloreados. Los radicales se extienden hacia fuera de la hélice. Una vuelta de hélice representa 3,6 residuos de aminoácidos.

globular. Además, los microtúbulos están compuestos por una gran cantidad de subunidades esféricas, cada una de las cuales es una proteína globular.

La estructura terciaria de una proteína está determinada por la estructura primaria. Se mantiene por los puentes de hidrógeno y por las interacciones entre los distintos residuos de aminoácidos, basadas en sus cargas (ver Figura 3-14), y entre los residuos de aminoácidos y las moléculas de agua. Estos enlaces son relativamente débiles y pueden romperse fácilmente por

3-18
Este dibujo da una idea de la naturaleza compleja del plegamiento y enrollamiento que da lugar a la estructura terciaria de un polipéptido. (Comparemos este dibujo con el de la estructura primaria, relativamente simple, de la lisozima en la Figura 3-16). Sólo se ha representado la cadena principal del enzima lisozima. El sustrato, que corresponde al color más oscuro, atraviesa horizontalmente la molécula del enzima. (De The Structure and Action of Proteins, *por R.E. Dickerson y I. Geis. Menlo Park, Calif.: W.A. Benjamin, Publisher. Copyright 1969 de Dickerson y Geis.*





Enzimas

Los enzimas son grandes proteínas globulares que actúan de catalizadores. (El peso molecular de los diferentes enzimas varía de 12 000 a más de un millón.) Los catalizadores son aquellas sustancias que aceleran la velocidad de una reacción química al provocar un descenso de la energía de activación (ver Apéndice A), pero manteniéndose invariables durante el proceso. Puesto que permanecen inalterados, los catalizadores pueden usarse una y otra vez siendo típicamente efectivos a muy baja concentración.

En el laboratorio, las velocidades de las reacciones químicas habitualmente se aceleran por la aplicación de calor, que aumenta la fuerza y la frecuencia de las colisiones entre las moléculas. Sin embargo, en la naturaleza, una célula realiza cientos de reacciones distintas en un mismo momento y el calor podría acelerar indiscriminadamente todas estas reacciones. Más aún, el calor podría fundir los lípidos, desnaturalizar las proteínas y tener otros efectos destructivos para la célula. Gracias a los enzimas catalíticos, las células son capaces de llevar a cabo las reacciones químicas a gran velocidad y a temperaturas relativamente bajas. Si los enzimas no estuvieran presentes, las reacciones se realizarían de un modo u otro, pero, a una velocidad tan baja que sus efectos podrían pasar por alto.

Los enzimas generalmente se denominan añadiendo la terminación -asa a la raíz del nombre del sustrato. La amilasa cataliza la hidrólisis de la amilosa (almidón) y la sacarasa cataliza la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa. Actualmente se conocen cerca de 2000 tipos distintos de enzimas y cada uno de ellos es capaz de catalizar una reacción química específica. El comportamiento de los enzimas en las reacciones biológicas será tratado con mayor profundidad en el Capítulo 5.

ÁCIDOS NUCLEICOS

Los ácidos nucleicos son polímeros de nucleótidos que son moléculas complejas formadas por tres subunidades: (1) un grupo fosfato; (2) un azúcar de cinco carbonos (pentosa); y (3) una base nitrogenada, así denominada porque su estructura anular contiene nitrógeno además de carbono.

Hay dos tipos de ácidos nucleicos: DNA (ácido desoxirribonucleico) y RNA (ácido ribonucleico). El DNA es una molécula donde se almacena la información genética. El RNA sirve para traducir y transmitir esta información genética. Es a través del RNA que el DNA dicta la estructura de las proteínas y, de este modo, la estructura y función de la célula.

Los nucleótidos contienen dos tipos de bases nitrogenadas; las *pirimidinas* que poseen un único anillo, y las *purinas* que tienen dos anillos unidos (Figura 3-19). Las tres pirimidinas encontradas en los nucleótidos son la timina, la citosina y el uracilo. El DNA contiene timina y citosina; el RNA, citosina y uracilo. Las dos purinas de Figura 3-19, esta es la única diferencia entre estas dos pentosas.

En el Capítulo 8 se trata la disposición de estas moléculas, el significado de su estructura, su papel en la célula y cómo fue descubierta esta información.

OTROS DERIVADOS DE LOS NUCLEÓTIDOS

Los nucleótidos y los compuestos derivados de nucleótidos realizan diversas funciones en la célula. Dos derivados de nucleótidos de suma importancia son el ATP (adenosín trifosfato; ver Figura 5-10) y el ADP (adenosín difosfato). Casi todos los intercambios energéticos de la célula implican la transferencia de grupos fosfato; el ADP y el ATP son las moléculas de mayor importancia para la transferencia de fosfato. El papel de estas moléculas "intercambiadoras de energía" se discute en el Capítulo 5.

Los nucleótidos juegan importantes papeles en una gran variedad de otras moléculas que realizan intercambios energéticos. Uno de tales compuestos es el NAD (nicotinamín adenín dinucleótido), que contiene un nucleótido de adenina más un fosfato (ver Figura 5-8). El amplio uso de la combinación purina-azúcar-fosfato en la transferencia de energía se debe al hecho de que estas moléculas comparativamente grandes y con carga no pasan a través de las membranas y por ello no pueden "escaparse" de las células o de los orgánulos que las contienen.

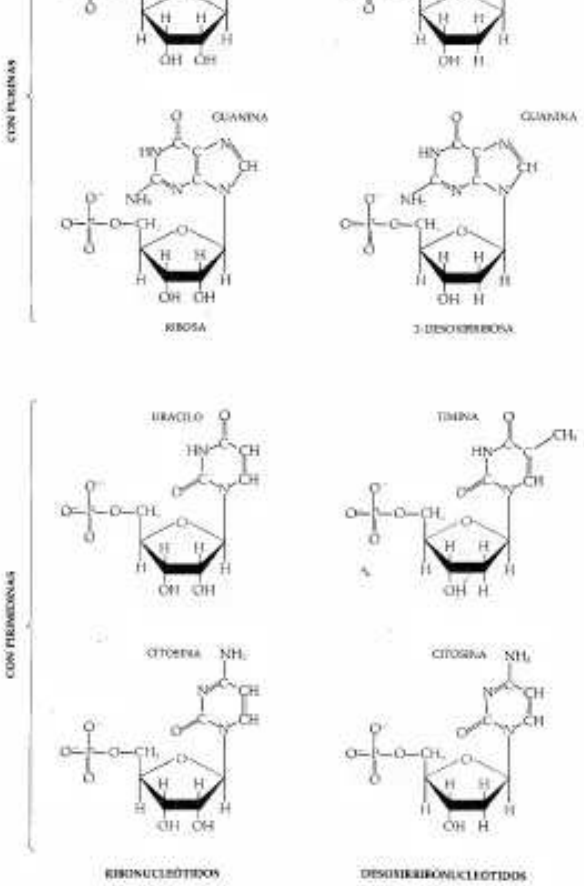
RESUMEN

La materia viva está compuesta por sólo unos pocos elementos que se encuentran en la naturaleza. La mayor parte de la materia viva está formada de agua. La mayoría del resto del material vivo está formado por compuestos orgánicos (hidratos de carbono, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos).

Los hidratos de carbono sirven como fuente primaria de energía química para los organismos vivos y como elementos estructurales de importancia para la célula. Los hidratos de carbono más simples son los monosacáridos, como la glucosa y la fructosa. Los monosacáridos se pueden combinar para formar disacáridos, como la sacarosa, y polisacáridos (cadenas de muchas submoléculas de azúcar), como el almidón y la celulosa. Estas moléculas habitualmente se pueden romper con la adición de una molécula de agua en cada enlace, una reacción química denominada hidrólisis.

Los lípidos constituyen otra fuente energética y estructural para las células. Los compuestos de este grupo (grasas, cutina, suberina, ceras y fosfolípidos) generalmente son insolubles en agua.

Las proteínas son grandes moléculas compuestas de largas cadenas de aminoácidos denominados polipéptidos. Se conocen veinte tipos distintos de aminoácidos y a partir de estos aminoácidos se pueden construir un número enorme de moléculas de proteína distintas. Los principales niveles de organización proteica son: (1) la estructura primaria, la secuencia



3-19
Las unidades que constituyen el RNA y el DNA. Cada unidad, un nucleótido, contiene un grupo fosfato, un azúcar, y una base nitrogenada que puede ser una purina o una pirimidina.
Las purinas son las mismas en ambos grupos pero, un tipo de nucleótido del DNA contiene timina, mientras que en la parte correspondiente del RNA hay uracilo. La otra diferencia entre ambos es la presencia de un átomo más de oxígeno en el azúcar (ribosa) componente del RNA. Como se describe en el Capítulo 8, las funciones biológicas de ambos son profundamente distintas.

lineal de aminoácidos; (2) la estructura secundaria, el enrollamiento de la cadena polipeptídica; (3) la estructura terciaria, el repliegue de la cadena enrollada en estructuras globulares; y (4) la estructura cuaternaria, que resulta de las interacciones específicas entre dos o más cadenas polipeptídicas.

Los enzimas son proteínas globulares que actúan de catalizadores en las reacciones químicas. Gracias a los enzimas, las células son capaces de acelerar la velocidad de las reacciones químicas a temperaturas relativamente bajas.

Los ácidos nucleicos están formados por nucleótidos unidos entre sí en largas cadenas. Los nucleótidos están compuestos por tres subunidades; una base nitrogenada, un azúcar de cinco carbonos y un grupo fosfato. Los nucleótidos que contienen el azúcar desoxirribosa forman el DNA; aquellos que contienen el azúcar ribosa forman el RNA.

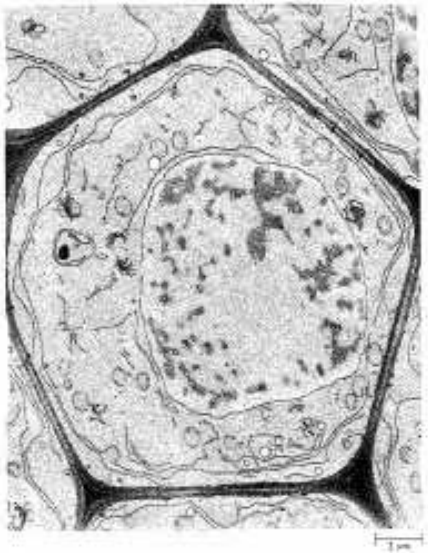
Dos derivados de nucleótidos –el ATP y el ADP– están implicados en la mayoría de los intercambios energéticos de la célula.

CAPÍTULO 4

convertida en energía mecánica mediante una rueda hidráulica o en energía mecánica y eléctrica por una turbina hidroeléctrica (Figura 4-2).

La presión es otra fuente de potencial hídrico. Si

El movimiento de entrada y salida de sustancias en las células



4-1
Micrografía electrónica de una célula del ápice radicular de maíz (Zea mays). Esta célula se ha fijado en permanganato potásico, un compuesto químico que se combina selectivamente con las membranas biológicas; de aquí que, el retículo endoplásmático, los dictiosomas y las membranas externas de varios orgánulos estén claramente definidas. Estas membranas regulan el movimiento de sustancias dentro y fuera de la célula y controlan su paso de un lado al otro de la célula.

Todas las células están separadas del entorno que las rodea por una membrana superficial: la membrana citoplasmática. Las células eucariotas, además, están divididas interiormente por distintas membranas, incluyendo las del retículo endoplasmático, los dictiosomas y las membranas de los orgánulos (Figura 4-1). Estas membranas celulares no son barreras impenetrables, sino que las células pueden regular la cantidad, el tipo y a menudo la dirección del movimiento de las sustancias a través de dichas membranas. Esta es una facultad fundamental para las células vivas, ya que pocos procesos metabólicos podrían realizarse a velocidades razonables si dependieran de la concentración de las sustancias necesarias que se encuentran en sus alrededores. De hecho, uno de los criterios para identificar sistemas vivos se basa en la diferencia de concentración de diversas sustancias en la materia viva y en sus alrededores, el entorno no vivo.

El control del intercambio de sustancias a través de las membranas depende de sus propiedades físicas y químicas y de los iones y moléculas que las atraviesan. El agua es la molécula más importante que entra y sale de las células.

PRINCIPIOS DEL MOVIMIENTO DEL AGUA

El movimiento del agua, sea en el mundo vivo o no, se rige por tres principios básicos: el flujo volumétrico, la difusión y la ósmosis.

El flujo volumétrico

El *flujo volumétrico* es el movimiento global del agua (o de algún otro líquido). Ocurre como respuesta a la diferencia de energía potencial del agua que habitualmente se denomina *potencial hídrico*.

Un ejemplo sencillo de que el agua posee un potencial hídrico lo tenemos en el agua que hay detrás de una presa o en la que hay en lo alto de una cascada. A medida que el agua cae, su energía potencial puede ser

4-2
Se dice que el agua de la parte superior de una cascada posee una energía potencial. A medida que el agua cae, su energía potencial se transforma en energía cinética, la cual puede ser convertida en energía mecánica para realizar trabajo.

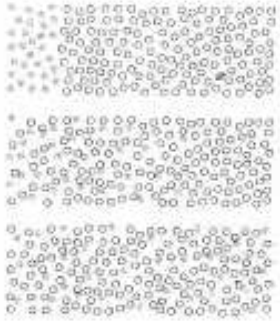
potencial en una pera de goma y la apretamos, este agua, como el agua de lo alto de una cascada, posee un potencial hídrico, y se moverá hacia donde haya un menor potencial hídrico. ¿Podemos hacer que el agua que cae vuelva a subir por acción de la presión? Sí, pero sólo si el potencial hídrico producido por la presión supera al potencial hídrico producido por la fuerza de la gravedad. *El agua se mueve desde donde el potencial es mayor hacia donde éste es menor, sea cual sea la razón de la diferencia.*

El concepto de potencial hídrico es útil ya que ayuda a los fisiólogos a predecir la manera en que el agua se moverá sometida a distintas condiciones. Habitualmente el potencial hídrico se mide como la presión necesaria para detener el movimiento del agua, esto es, la presión hidrostática, en unas condiciones particulares. La unidad usada normalmente para expresar esta presión es el bar. (Un bar es una unidad métrica de presión igual a la presión media del aire al nivel del mar.)

Difusión

La *difusión* es un fenómeno familiar. Si se vierten unas pocas gotas de perfume en una esquina de una habitación, la fragancia impregnará toda la habitación aunque el aire esté inmóvil. Si se colocan unas pocas gotas de tinta en un extremo de un recipiente lleno de agua, las moléculas de tinta se distribuirán lentamente a través de todo el recipiente. Este proceso puede durar todo un día o más, dependiendo del tamaño del recipiente, de la temperatura y del tamaño de las moléculas de tinta.

¿Por qué las moléculas de tinta se separan? Si pudiéramos observar las moléculas de tinta individualmente dentro del recipiente (Figura 4-3), veríamos que cada una de ellas se mueve individualmente y al azar. Pero observar cualquier molécula individual, con su velocidad y dirección de movimiento, no nos dará ningún indicio de dónde está situada respecto a las otras moléculas. Entonces ¿cómo van de un lugar a otro las moléculas? Imaginemos una fina sección del recipiente hecha de arriba a abajo. Las moléculas de tinta entrarán y saldrán de la sección, algunas moviéndose en una dirección y otras en la dirección opuesta. Pero veremos más moléculas que se mueven desde la parte en la que la concentración de tinta es mayor. ¿Por qué? Sencillamente porque hay más moléculas de tinta en esta zona del recipiente. Ya que hay más moléculas de tinta a la izquierda, más moléculas de tinta se moverán al azar hacia la derecha, aunque hay la misma probabilidad de que cualquier molécula de tinta se mueva de derecha a izquierda. Por consiguiente, el movimiento general (neto) de las moléculas de tinta será de izquierda a derecha. De manera similar, si pudiéramos ver el movimiento individual de las moléculas de agua en el recipiente, podríamos observar que el movimiento neto es de derecha a izquierda.



4-3
Un diagrama del proceso de difusión. La difusión es el resultado del movimiento aleatorio de las moléculas individuales, el cual produce un movimiento neto desde un área más concentrada a otra menos concentrada respecto a un tipo particular de molécula. Se observa cómo un tipo de molécula (indicada en color) se difunde hacia la derecha y el otro la hace en dirección opuesta. El resultado será una distribución equitativa de ambos tipos de moléculas. ¿Puede ver por qué el movimiento neto de las moléculas será más lento a medida que se alcanza el equilibrio (distribución equitativa)?

IMBIBICIÓN

El agua posee una tremenda cohesión debido a la diferencia de carga entre uno y otro extremos de sus

luto (sustancia disuelta) en una zona, como una esquina del recipiente, implica una baja concentración de agua y, por lo tanto, un bajo potencial hídrico. Si la presión es igual en todo el recipiente, las moléculas de

el agua es el *disolvente* de la disolución.) Este tipo de membrana se denomina *membrana permeable diferencial*, y la difusión del agua a través de ella se denomina *ósmosis*. La ósmosis se desarrolla en forma de un flujo

culas o iones). La palabra *isotónico* fue concebida para describir las soluciones que tienen igual número de partículas disueltas y que por ello ejercen iguales presiones osmóticas. No hay movimiento neto de agua a

moléculas (ver Apéndice A). De manera similar, debido a su diferencia de carga, las moléculas de agua pueden adherirse tanto a superficies cargadas positivamente como a las cargadas negativamente. Muchas grandes moléculas biológicas, como la celulosa, tienden a desarrollar cargas cuando están mojadas y así atraen moléculas de agua. La adherencia de las moléculas de agua es responsable de otro fenómeno biológicamente importante denominado imbibición o, a veces, hidratación.

La imbibición (del latín *imbibere*, "beber en") es el movimiento de las moléculas de agua hacia sustancias como la madera o la gelatina, que se hinchan o aumentan en volumen como resultado de la adhesión de las moléculas de agua. La presión desarrollada por la imbibición puede ser asombrosamente grande. Se ha dicho que las piedras de las pirámides de Egipto fueron cuadriculadas introduciendo tacos de madera en agujeros practicados en la roca y que, posteriormente, se empapaban de agua. La madera hinchada creaba una fuerza que separaba la losa de piedra. En las plantas vivas, la imbibición tiene lugar de manera particular en las semillas, que pueden así incrementar en mucho su tamaño original.

¿Qué sucede cuando todas las moléculas están uniformemente distribuidas en el recipiente? La distribución uniforme no afecta el comportamiento de las moléculas individuales; se mueven todavía al azar. Pero ahora hay tantas moléculas de tinta y tantas moléculas de agua en una y otra parte del recipiente, por lo que no hay una dirección neta del movimiento. Y, sin embargo, sigue existiendo tanto movimiento individual como antes, si todo ello se efectúa a temperatura constante.

Las sustancias que se mueven de una zona de alta concentración a otra de concentración menor se dice que se *mueven a favor del gradiente*. La difusión sólo tiene lugar a favor del gradiente. Una sustancia que se mueva en dirección contraria, hacia una concentración más alta de sus propias moléculas, se mueve en *contra del gradiente*, que es análogo a ser impulsado cuesta arriba. Cuanto mayor sea el gradiente cuesta abajo (esto es, la mayor diferencia de concentración) más rápido será el flujo neto. También, la difusión es más rápida en los gases que en los líquidos y es mayor a altas que a bajas temperaturas. ¿Se puede explicar por qué?

Notemos que hay dos gradientes en nuestro recipiente imaginario: las moléculas de tinta se mueven gracias a uno de ellos, y las moléculas de agua se mueven en dirección opuesta gracias al otro. En ambos casos, el movimiento se realiza a favor del gradiente. Cuando las moléculas han alcanzado un estado de igual distribución, esto es, cuando no hay más gradientes, continúan moviéndose, pero no hay movimiento neto en ninguna dirección. En otras palabras, la transferencia neta de moléculas es cero; se dice que el sistema está en estado de *equilibrio dinámico*.

El concepto de potencial hídrico también es útil para comprender la difusión. Una alta concentración de so-

agua, puesto que se mueven a favor del gradiente, viajarán desde la zona con alto potencial hídrico hasta la zona con bajo potencial hídrico. La zona del recipiente con agua pura posee un mayor potencial hídrico que la zona que contiene agua más alguna sustancia en disolución. Cuando se alcanza el equilibrio dinámico, el potencial hídrico es el mismo en todo el recipiente.

Las características fundamentales de la difusión son: (1) cada molécula se mueve independientemente de las otras, y (2) sus movimientos son aleatorios. El resultado final de la difusión es que la sustancia difundida se halla distribuida de manera uniforme al final del proceso. Brevemente, la *difusión* puede definirse como *la dispersión de las sustancias por el movimiento de sus iones o moléculas, que tiende a equilibrar sus concentraciones a través del sistema.*

Células y difusión

La difusión es esencialmente un proceso lento, excepto a través de distancias muy cortas. Sólo es eficiente si el gradiente de concentración es grande y el volumen es relativamente pequeño. Por ejemplo, la rápida distribución de un perfume a través del aire no se debe primariamente a la difusión sino, más bien, a la circulación de las corrientes de aire. De manera similar, en muchas células, el transporte de materiales se incrementa gracias a un movimiento activo del citoplasma. Las células también aceleran la difusión por su propia actividad metabólica. Por ejemplo, en una célula no fotosintética, el oxígeno se usa tan rápidamente como entra, manteniendo de esta manera un fuerte gradiente de oxígeno de fuera a adentro. La célula produce dióxido de carbono, de ahí que se mantenga un gradiente de dentro a fuera de la célula para esta sustancia.

Del mismo modo, a menudo en una célula se producen materiales en un lugar y se usan en otro. Así se establece un gradiente de concentración entre dos áreas, y los materiales pueden difundirse a favor del gradiente desde el lugar de producción hasta el de utilización.

La mayoría de las moléculas orgánicas son polares (hidrófilas) y por ello no se pueden difundir libremente a través de las barreras lipídicas de las membranas celulares. Sin embargo, el dióxido de carbono y el oxígeno, que son solubles en lípidos, se mueven libremente a través de dichas membranas. El agua también entra y sale libremente. Pero puesto que el agua es insoluble en los lípidos, este hecho ha llevado a los biólogos a postular la presencia de poros en la membrana que permitan el paso de las moléculas de agua (y de algunos pequeños iones).

Ósmosis

A pesar de que las membranas celulares permiten el paso de agua, se lo bloquean a la mayoría de las sustancias disueltas. (Estas sustancias son los *solutos* y

neto de agua desde una solución con un alto potencial hídrico hasta una solución con un bajo potencial hídrico. En ausencia de otros factores que influyen en el potencial hídrico (como la presión), el movimiento o la difusión del agua por ósmosis tendrá lugar desde una zona con baja concentración de soluto (y por lo tanto con alta concentración de agua) hasta una zona con alta concentración de soluto (y baja concentración de agua). La presencia de soluto disminuye el potencial hídrico, creando un gradiente de potencial hídrico a favor del cual se mueve el agua.

La ósmosis implica un aumento de presión si las moléculas de agua continúan difundiéndose, a través de la membrana, hacia zonas con baja concentración de agua. Como se observa en la Figura 4-4, si el agua está separada de una disolución por una membrana semipermeable (una membrana que permite el paso del agua pero no el de los solutos), el agua pasará a través de la membrana y hará que la disolución se eleve en el tubo hasta que se alcance el equilibrio, esto es, hasta que el potencial hídrico sea el mismo a ambos lados de la membrana. Si se ejerce una presión suficiente en la parte superior del tubo, se puede evitar la entrada de agua en el mismo. La presión que se debe aplicar a una disolución para impedir la entrada de agua se denomina *presión osmótica*. (Los botánicos que trabajan en las relaciones planta-agua usan cada vez más los términos de "potencial osmótico" o "potencial de soluto" en vez del de "presión osmótica". Los términos numéricamente son iguales, pero, el potencial osmótico es negativo. La expresión "presión osmótica" se utiliza también para expresar la reducción de potencial hídrico causada por el soluto. Un aumento de la concentración de soluto aumenta la presión osmótica y disminuye el potencial hídrico de una solución.

El movimiento del agua es afectado no por lo que hay disuelto en ella, sino por la cantidad de soluto que contiene —el número de partículas de soluto (moléculas o iones) por unidad de volumen de solución. Comparando soluciones con distintas concentraciones, la solución que contiene menos soluto y que, por lo tanto, ejerce menos presión osmótica se denomina *hipotónica* y la que tiene más soluto y ejerce una mayor presión osmótica se denomina *hipertónica*. (Notemos que *iso* significa "lo mismo"; *hiper* (significa "más", en este caso más moléculas de soluto; e *hipo* significa "menos", en este caso, menos moléculas de soluto.)

Dado que los solutos disminuyen el potencial hídrico, una solución hipotónica tiene un mayor potencial hídrico que una solución hipertónica. *En la ósmosis, las moléculas de agua pasan a través de una membrana permeable diferencial hacia una solución hipertónica hasta que el potencial hídrico es igual a ambos lados de la membrana.*

La ósmosis y los organismos vivos

El paso de agua a través de la membrana citoplasmática desde una solución hipotónica hacia otra hipertónica causa algunos problemas cruciales a los seres vivos, particularmente a los que viven en un medio acuoso. Estos problemas varían según que el organismo sea hipotónico, isotónico o hipertónico respecto de su entorno. Por ejemplo, los organismos unicelulares que viven en agua salada usualmente son isotónicos respecto del medio en el que habitan, ésta es una forma de resolver el problema. De manera similar, las células de los animales superiores son isotónicas con respecto a la sangre y a la linfa que constituyen el medio acuoso en el cual viven.

Muchos tipos de células viven en ambientes hipotónicos. En muchos organismos unicelulares de agua dulce, como *Euglena*, el interior de la célula es hipertónico respecto del agua que los rodea; por consiguiente, el

4-4
Ósmosis y presión osmótica. (a) El tubo contiene una solución; el vaso de precipitados contiene agua destilada. (b) La membrana semipermeable permite el paso de agua pero no de solutos. El movimiento de agua hacia la solución hace que ésta ascienda en el tubo hasta que la presión osmótica, resultante de la tendencia del agua a entrar en una región de baja concentración hídrica, sea compensada por la altura, h, y la densidad de la columna de la solución. (c) La fuerza que se debe aplicar al pistón para oponerse al ascenso de la solución en el tubo es una medida de la presión osmótica. Esta es proporcional a la altura y a la densidad de la solución en el tubo.

agua tiende a entrar en la célula por ósmosis. Si entra excesiva agua en la célula, se puede diluir el contenido celular hasta el punto de interferir sus funciones y eventualmente de provocar la ruptura de la membrana

Como se ha discutido en el Capítulo 2, la mayor parte del crecimiento de las células vegetales es el resultado directo de la toma de agua, casi todo el aumento de tamaño de la célula se debe al agrandamiento de las

están embebidas proteínas globulares. Estas proteínas, denominadas *proteínas integrales*, a menudo se extienden a través de la doble capa sobresaliendo a cada lado. La porción proteica incluida en la bicapa es hidrófoba, mientras que la expuesta al exterior es hidrófila.

función. Algunas de las proteínas son enzimas que regulan las reacciones asociadas a la membrana, mientras que otras sirven de medio de transporte para la entrada o salida de ciertas moléculas de la célula. Además, otras actúan como receptores y traductores de

citoplasmática. Todo ello se evita gracias a un organelo especializado, la vacuola contráctil, que recoge agua de las diversas partes del cuerpo celular y la expulsa al exterior mediante contracciones rítmicas.

Turgencia

Si se introduce una célula vegetal en una solución hipotónica, el protoplasma se expande y la membrana citoplasmática se estira ejerciendo una presión contra la pared celular. Sin embargo, la célula vegetal no llega a romperse gracias a la pared celular relativamente fuerte que la contiene.

Las células vegetales tienden a acumular dentro de sus vacuolas soluciones relativamente altas en concentración de sales, y también pueden acumular azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos. Como resultado, las células vegetales constantemente absorben agua por ósmosis, creando su propia hidrostática interna. Esta presión contra la pared celular mantiene su rigidez o *turgencia*. Por consiguiente, en las células vegetales, la presión hidrostática se denomina comúnmente presión de turgencia. La presión de turgencia se puede definir como *la presión que se desarrolla en una célula vegetal como resultado de la ósmosis y/o de la imbibición* (ver "Imbibición", página 60). La presión mecánica hacia adentro que ejerce la pared celular, llamada *presión de la pared*, es igual, pero de sentido opuesto, a la presión de turgencia.

La turgencia en la planta es especialmente importante para el soporte de las partes no leñosas de la misma.

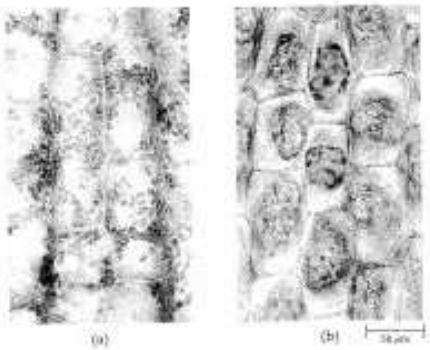
4-5
Plasmolisis en una célula epidérmica de hoja. (a) En condiciones normales el protoplasma llena todo el espacio limitado por la pared celular. (b) Cuando la célula se introduce en una solución relativamente concentrada de sacarosa, el agua sale de la célula y entra en el medio hiperónico provocando una ligera contracción de la membrana citoplasmática. (c) Cuando se sumerge en una solución altamente concentrada de sacarosa, la célula pierde grandes cantidades de agua y se contrae fuertemente.

vacuolas. La formula anterior contribuye parcialmente a esta toma de agua ya que provoca un relajamiento de la pared celular y, por lo tanto, disminuye la resistencia que la pared ejerce contra la presión de turgencia.

La turgencia se mantiene en la mayoría de las células vegetales puesto que generalmente se encuentran en un medio hipotónico. Sin embargo, si una célula vegetal turgente se introduce en una solución hipertónica, el agua saldrá de la célula por ósmosis y la vacuola y el protoplasto se contraerán, provocando que la membrana citoplasmática se separe de la pared celular (Figura 4-5). Este fenómeno se denomina *plasmolisis*. Este proceso puede revertirse transfiriendo la célula a agua pura. En la Figura 4-6 pueden observarse unas células de hoja de *Elodea* antes y después de la plasmolisis. Aunque la membrana citoplasmática y el tonoplasto (la membrana que rodea la vacuola) son, con pocas excepciones, permeables sólo al agua, las paredes celulares permiten el paso libre de agua y de solutos. La pérdida de turgencia de las células de la planta puede provocar el *marchitamiento* o la flaccidez de hojas y tallos.

ESTRUCTURA DE LAS MEMBRANAS CELULARES

El modelo de estructura de membrana más ampliamente aceptado hoy en día es el *modelo de mosaico fluido*. Como se puede observar en la Figura 4-7, la membrana está compuesta por una *doble capa lipídica* en la cual



4-6
Células de hoja de Elodea. *(a) Células turgentes y (b) células después de haber sido sumergidas en una solución bastante concentrada de sacarosa. Las células en (b) se han plasmolizado.*

Aunque no se haya podido demostrar, parece que hay conductos hidrófilos que atraviesan algunas proteínas integrales. Todas las membranas de la célula, incluidas la membrana citoplasmática y las membranas internas, tienen esta misma estructura básica.

Las dos superficies de la membrana difieren considerablemente en su composición química. Por ejemplo, hay dos grandes tipos de lípidos en la membrana citoplasmática de las células vegetales: los fosfolípidos (los más abundantes) y los esteroles. Las capas de la doble capa tienen concentraciones distintas de cada uno de estos lípidos. Además, las proteínas integrales poseen orientaciones definidas dentro de la doble capa, y las porciones que sobresalen a cada lado difieren tanto en su composición de aminoácidos como en su estructura terciaria. En la superficie interna de la membrana, unas moléculas proteicas adicionales, las *proteínas periféricas*, se hallan unidas a algunas proteínas integrales que sobresalen de la doble capa. En la superficie externa, pequeñas cadenas de hidratos de carbono se unen a las proteínas que sobresalen. Los hidratos de carbono, que forman una cubierta en la superficie externa de las membranas de algunas células eucariotas, se cree que tienen una importante función en los procesos de adhesión entre células y en las transformaciones que se realizan en la superficie celular.

Aunque la doble capa lipídica constituye la estructura básica de las membranas celulares, las proteínas son las responsables de la mayoría de sus funciones. La mayoría de las membranas están compuestas por un 40 a un 50 por ciento de lípidos (en peso) y de un 50 a un 60 por ciento de proteínas, aunque la cantidad y tipos de proteína de una membrana son fiel reflejo de su

ciertas señales químicas del entorno celular. Aunque algunos de las proteínas integrales parecen ancladas en un lugar determinado, la doble capa lipídica en general es bastante fluida. Algunas de las proteínas flotan más o menos libremente en la doble capa; dichas proteínas y las moléculas lipídicas pueden moverse lateralmente dentro de la doble capa, formando varios modelos o mosaicos, que varían continuamente de lugar.

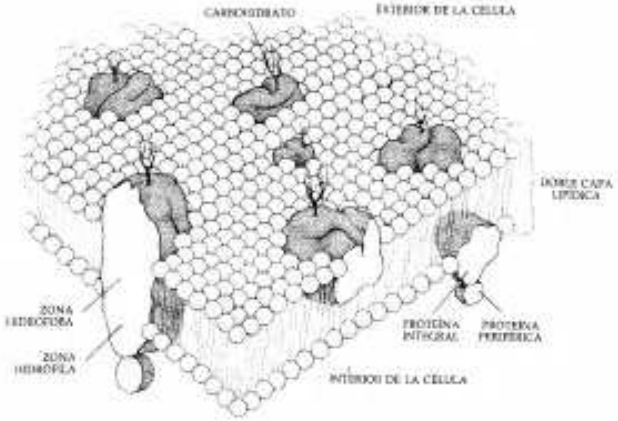
TRANSPORTE A TRAVÉS DE LAS MEMBRANAS

Las moléculas atraviesan las membranas gracias a tres procesos distintos: por *difusión simple*, por *difusión facilitada*, y por *transporte activo*. Las sustancias no polares (hidrófobas), incluyendo el O_2, que son solubles en los lípidos atraviesan habitualmente la membrana por difusión simple. (La observación de que las moléculas hidrófobas se difundían fácilmente a través de las membranas plasmáticas fue la primera prueba de la naturaleza lipídica de la membrana.)

Sería lógico esperar que el agua y otras moléculas y iones polares (hidrófilos) fueran repelidos por la doble capa lipídica de la membrana pero, sin embargo, la atraviesan. ¿Cómo es posible? En el caso del agua y de algunas otras moléculas polares, como el CO_2, la difusión a través de la membrana es posible en parte porque estas moléculas son pequeñas y no tienen una carga neta.

La difusión a través de la membrana de moléculas no polares o de pequeñas moléculas no cargadas es un ejemplo de *transporte pasivo*. La dirección de este transporte está determinada únicamente por la diferencia de

4-7
Modelo de mosaico fluido de la estructura de una membrana. La membrana está formada por una doble capa de moléculas lipídicas (con sus colas hidrófobas en la cara interna) y por grandes moléculas proteicas. Las proteínas incluidas en la doble capa se denominan proteínas integrales. En la cara interna de la doble capa, otras proteínas, denominadas periféricas, están unidas a algunas de las proteínas integrales. La porción de la molécula proteica incluida en la doble capa lipídica es hidrófoba; la porción expuesta al exterior es hidrófila. Pequeñas cadenas de carbohidratos están unidas a la cara externa de la membrana citoplasmática. La estructura completa es bastante fluida y, por ello se puede decir que las proteínas flotan en un "mar" de lípidos.



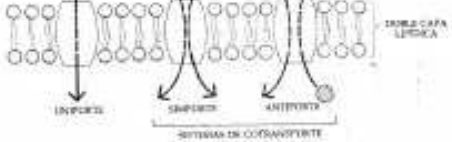
concentración de la molécula a ambos lados de la membrana (el *gradiente de concentración*). Sin embargo, si un soluto posee una carga neta, en su transporte influyen el gradiente de concentración y el gradiente

4-10
Un modelo de la bomba sodio-potasio. (a) Un ion Na^+ del citoplasma se acopla de manera precisa en la proteína de transporte. (b) Una reacción química

eléctrico total a través de la membrana (el potencial de membrana). Juntos estos dos gradientes constituyen el *gradiente electroquímico*. Típicamente, las células vegetales mantienen gradientes eléctricos a través de la membrana citoplasmática y el tonoplasto. La sustancia base es negativa respecto de los medios acuosos de fuera de la célula como de los de dentro de la vacuola.

La mayoría de las sustancias que requieren las células son de naturaleza polar y necesitan de las *proteínas de transporte* incluidas en la membrana para atravesarla. Algunas proteínas de transporte, llamadas *uniportes*, simplemente transportan un soluto de un lado al otro de la membrana. Otras funcionan como *sistemas de cotransporte*, en los cuales la transferencia de un soluto depende de la transferencia simultánea de un segundo soluto. El segundo soluto puede ser transportado en la misma dirección (*simporte*) o en la dirección opuesta (*antiporte*) (Figura 4-8). Todas las proteínas de transporte forman, aparentemente, un camino proteico continuo a través de la membrana. De aquí que los solutos transportados no entren en contacto directo con el interior hidrófobo de la doble capa lipídica.

Se han propuesto dos categorías básicas de transporte asistido: difusión facilitada y transporte activo. La *difusión facilitada* es impulsada por un gradiente de concentración de manera que las moléculas se mueven hacia los gradientes de concentración más bajos. Ni la difusión simple ni la facilitada (ambos ejemplos de transporte pasivo) son capaces de mover los solutos contra un gradiente de concentración (Figura 4-9) o un gradiente electroquímico. La capacidad de mover solutos contra un gradiente de concentración o un gradiente electroquímico requiere energía; y este proceso se denomina transporte activo (Figura 4-10). En las células de las plantas y de los hongos, el transporte activo se lleva a cabo mediante una bomba de protones en la que el ATP proporciona la energía y una H^+-ATPasa localizada en la membrana actúa como catalizador. El enzima genera un gran potencial eléctrico y un gradiente de pH que proporcionan la fuerza motriz necesaria para el funcionamiento de todos los sistemas de cotransporte acoplados a los iones H^+.



4-8
Diagrama que ilustra el funcionamiento de los tres tipos de proteínas de transporte. La proteína de transporte uniporte simplemente transfiere un soluto a través de la membrana. En los sistemas de cotransporte, el transporte de un soluto depende de la transferencia simultánea o secuencial de un segundo soluto, en la misma dirección (simporte) o en dirección opuesta (antiporte).

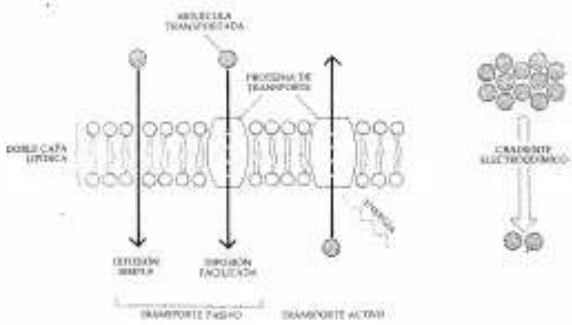
El transporte asistido, ya sea por difusión facilitada o por transporte activo, es altamente selectivo; la proteína de transporte puede aceptar una molécula y rechazar otra muy parecida. Este proceso no altera de forma permanente a la proteína de transporte. En ese sentido, las proteínas de transporte son como los enzimas; para enfatizar este aspecto funcional, las proteínas de transporte se han denominado *permeasas*. Sin embargo, son distintas de los enzimas por el hecho de que no necesariamente producen cambios químicos en las moléculas a las que se unen de manera temporal.

La bomba sodio-potasio

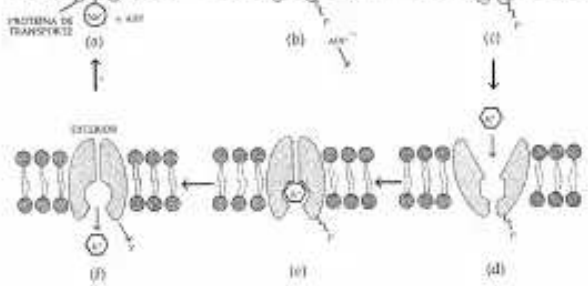
En las células animales la bomba de sodio-potasio es uno de los más importantes y mejor conocidos sistemas de transporte activo. (Los mecanismos que realizan un transporte activo se denominan comúnmente bombas.) La mayoría de las células animales mantienen un gradiente de concentración diferencial de iones de sodio (Na^+) y de potasio (K^+) a través de la membrana citoplasmática: dentro de la célula el Na^+ se mantiene a concentración baja y el K^+ a concentración alta. Las células animales utilizan el gradiente de Na^+ de la misma forma que las plantas y los hongos utilizan el gradiente de H^+, es decir, para suministrar la fuerza motriz necesaria para el funcionamiento de todos los sistemas de cotransporte acoplados al Na^+. Las moléculas ATP obtenidas en la respiración proporcionan la energía necesaria para hacer funcionar la bomba sodio-potasio. El hecho de que más de una tercera parte del ATP que utiliza un animal en reposo sea consumida por la bomba sodio-potasio demuestra la importancia de este mecanismo.

El transporte de los iones Na^+ y K^+ se lleva a cabo mediante una proteína de transporte que algunos investigadores creen que existe en dos formas alternativas. Una de ellas posee una cavidad abierta hacia el interior de la célula, a la cual puede acoplarse el ion Na^+; la otra tiene una cavidad abierta hacia fuera a la que se acopla el ion K^+. Como se observa en la Figura 4-10, el Na^+ se une a la proteína de transporte. El ATP se transforma en ADP y el fosfato liberado se une a la proteína (la proteína se fosforila). Esto provoca un cambio en la configuración (forma) de la proteína de manera que el Na^+ queda expuesto en la superficie externa de la membrana y se libera. Entonces, la proteína de transporte toma un ion K^+, que provoca la defosforilación, y la proteína vuelve a la forma primitiva liberando el ion K^+ en el interior de la célula. Este proceso genera un gradiente de iones Na^+ y K^+ a través de la membrana.

La bomba de protones de la membrana citoplasmática de las plantas y los hongos es químicamente muy similar a la bomba de sodio de las membranas citoplasmáticas animales. La proteína vegetal es fosforilada durante la reacción de manera similar a la bomba animal descrita arriba. A pesar de las similitudes en la estructura química y el mecanismo enzimático, las dos bombas utilizan distintos cationes, el H^+ en las plantas y los hongos y el Na^+ en los animales.



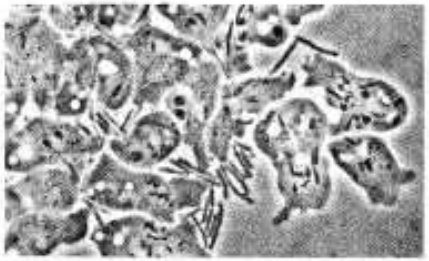
4-9
Diagrama que ilustra el transporte pasivo a favor de un gradiente electroquímico y el transporte activo contra tal tipo de gradiente. La difusión simple y la difusión facilitada son procesos pasivos, mientras que el transporte activo requiere un gasto de energía metabólica.



que implica ATP añade un grupo fosfato (P) a la proteína y libera ADP (adenosín difosfato). Este proceso provoca (c) un cambio de forma en la proteína que libera el Na^+ fuera de la célula. (d) Un ion K^+ del espacio extracelular se une a la proteína de transporte (e), que en esta forma se acopla mejor con el K^+ que con el Na^+. (f) Entonces, el grupo fosfato se libera de la proteína induciendo la recuperación a la forma primitiva, y el ion K^+ es liberado en el citoplasma. La proteína de transporte ahora está preparada para transportar otro ion Na^+ fuera de la célula.

ENDOCITOSIS Y EXOCITOSIS

En la *endocitosis* las células ingieren los materiales mediante una invaginación de la membrana citoplasmática. Las invaginaciones forman pequeñas estructuras en forma de saco que se desprenden por constricción de la membrana citoplasmática y son transportadas, con su material incluido, hacia el interior del citoplasma.



4-11
El hongo acrasial Dictyostelium aureum alimentándose en estado amebiáis. Estas amebas se están alimentando del bacilo Escherichia coli por fagocitosis. Obsérvese las células bacterianas completas en el interior y en el exterior de las amebas.

Cuando la sustancia ingerida es sólida, por ejemplo una célula bacteriana, el proceso usualmente se denomina *fagocitosis* (de la palabra griega *phagein* "comer"). Muchos organismos unicelulares, como las amebas, se alimentan de esta manera. Por verdaderos hongos mu-

estrechos conductos de citoplasma llamados plasmodesmos, los cuales proporcionan un camino potencial para el paso de sustancias entre las células. El término *simplasto* se utiliza para referirse a los protoplastos interconectados y a sus plasmodesmos. El movimiento

La evidencia del transporte entre células a través de los plasmodesmos se ha obtenido mediante estudios que implican el uso de tintas fluorescentes y de corrientes eléctricas inyectadas a las células. La tinta, que no traviesa fácilmente la membrana citoplasmática, pue-

cesos en los que las sustancias son transportadas en vesículas. La endocitosis de sólidos se denomina fagocitosis, mientras que la endocitosis de moléculas en disolución se llama pinocitosis.

El movimiento de sustancias entre células vegetales tam-

alimentan de esta manera. Los verdaderos hongos mucilaginosos (mixomicetes) y los hongos mucilaginosos celulares (acrasiomicetes) son los únicos organismos tratados en este libro que realizan la fagocitosis (Figura 4-11).

La ingestión de moléculas disueltas, a diferencia de la de partículas sólidas, a menudo recibe el nombre particular de *pinocitosis* (del griego *pinein*, "beber"), aunque se trate, en principio, del mismo proceso que la fagocitosis. La pinocitosis tiene lugar no sólo en los organismos unicelulares sino que también en los vegetales y animales pluricelulares.

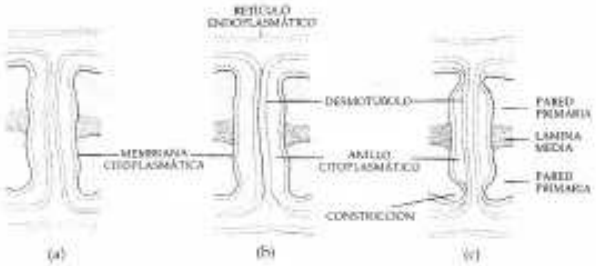
La fagocitosis y la pinocitosis también pueden efectuarse a la inversa. Muchas sustancias son expulsadas de las células por vesículas y vacuolas especiales. Un ejemplo, citado en el Capítulo 2, es el papel de las vesículas de los dictiosomas en la formación de la pared celular. Las vesículas, con los precursores de la pared celular en el interior, se mueven hacia la superficie celular y, cuando alcanzan la membrana citoplasmática, sus membranas colindantes se fusionan y su contenido es expelido a la región de la pared celular en desarrollo. Este proceso inverso a la endocitosis, se llama *exocitosis*.

Aunque la fagocitosis y la pinocitosis a primera vista parecen bastante distintas de los sistemas de transporte de membrana que implican distintas moléculas de transporte, son fundamentalmente lo mismo; los tres procesos dependen de la capacidad de la membrana para "reconocer" moléculas particulares.

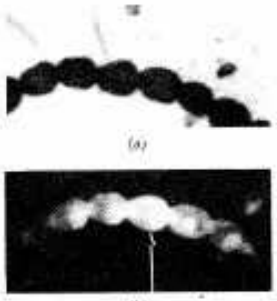
TRANSPORTE A TRAVÉS DE LOS PLASMODESMOS

Como se ha explicado en el Capítulo 2, las células vecinas de un vegetal están interconectadas entre sí por de sustancias de una célula a otra gracias a los plasmodesmos se denomina transporte *simplástico*. Por el contrario, el movimiento de sustancias en el continuo de la pared celular, o *apoplasto* que rodea el simplasto, se denomina *transporte apoplástico*.

Los plasmodesmos pueden constituir una vía de paso más eficiente entre las células vecinas que la ruta alternativa y menos directa de la membrana citoplasmática, pared celular y membrana citoplasmática. Se cree que las células o tejidos que están muy alejados de las fuentes directas de nutrientes pueden alimentarse gracias a la difusión simple o al flujo volumétrico a través de los plasmodesmos. Además, se cree que algunas sustancias entran o salen del xilema y del floema (tejidos implicados en el transporte a larga distancia dentro de la planta) gracias a los plasmodesmos. Las sustancias puede ser transportadas en los desmotúbulos, que son continuos con el retículo endoplasmático de las células adyacentes, y/o a través de los conductos que rodean a los desmotúbulos, dependiendo de que unos y otros estén o no cerrados o bloqueados (Figura 4-12).



4-12
Diagramas que ilustran la posible variación de la estructura de los plasmodesmos. (a) El desmotúbulo y el anillo citoplasmático existente entre el desmotúbulo y la membrana citoplasmática que delimita el conducto del plasmodesmo son caminos abiertos. (b) El anillo citoplasmático está abierto pero el desmotúbulo está cerrado. (c) El desmotúbulo está abierto pero el anillo citoplasmático está cerrado a cada lado por sendas constricciones.



4-13
Pelos estaminales de Setcreasea purpurea *antes (a) y después (b) de la inyección en una de las células del pelo del colorante fluorescente disódio-fluorescein. Cuando el colorante se inyecta en el citoplasma de la célula indicada con una flecha, pasa en ambas direcciones hacia el citoplasma de las células vecinas. (b) Dos minutos después de la inyección. Puesto que la membrana citoplasmática es impermeable al colorante, el desplazamiento de éste de una a otra célula debe haberse realizado a través de los plasmodesmos existentes en las paredes que hay entre las células.*

de ser observada moviéndose desde la célula inyectada hasta la célula vecina y a las células más alejadas (Figura 4-13). El paso de los impulsos eléctricos se demuestra con la utilización de pequeños electrodos receptores dispuestos en las células vecinas. Se encontró que la magnitud de la fuerza eléctrica detectada varía con la frecuencia de plasmodesmos y el número y longitud de las células entre los electrodos de inyección y recepción. Todavía no se ha determinado si los plasmodesmos poseen o no algún control sobre el movimiento de las sustancias de una célula a otra, aunque algunos investigadores han encontrado lo que parecen ser "válvulas" en algunos plasmodesmos.

RESUMEN

La membrana citoplasmática regula la entrada y salida de materiales de la célula, una función que hace posible que la célula mantenga su integridad estructural y funcional. Esta regulación depende de las interacciones entre la membrana y los materiales que la atraviesan.

El agua es uno de los principales materiales que entra y sale de la célula. El agua se mueve por flujo volumétrico, difusión y ósmosis. El potencial hídrico determina la dirección del movimiento del agua; esto es, el movimiento del agua tiene lugar desde donde el potencial hídrico es mayor hacia donde es menor. El flujo volumétrico es el movimiento general de las moléculas de agua, como cuando el agua cae o se mueve en respuesta a la presión.

La difusión engloba el movimiento al azar de las moléculas y se efectúa como un movimiento neto a lo largo de un gradiente de concentración. El dióxido de carbono y el oxígeno son dos importantes moléculas que entran y salen de las células por difusión a través de las membranas. La difusión es más eficiente cuando la distancia a recorrer es corta y cuando el gradiente de concentración es grande. El flujo citoplasmático aumenta la velocidad del movimiento de las sustancias en las células.

La ósmosis es la difusión del agua a través de una membrana que permite el paso del agua pero inhibe el de los solutos; tal membrana se denomina membrana de permeabilidad diferencial. En ausencia de otras fuerzas, el movimiento del agua por ósmosis se lleva a cabo desde una zona con concentración baja de soluto (un medio hipotónico, de alto potencial hídrico) a otra con alta concentración de soluto (un medio hipertónico, de alto potencial hídrico). La turgencia (rigidez) de las células vegetales es producto de la ósmosis.

De acuerdo con el modelo de mosaico fluido de la estructura de una membrana, las membranas celulares están formadas por dobles capas lipídicas con proteínas globulares en suspensión. Algunas de estas proteínas actúan como transportadoras, transfiriendo moléculas a través de la membrana. Si el transporte asistido se debe a un gradiente de concentración, el proceso se conoce como difusión facilitada. Si requiere energía, se habla de transporte activo. El transporte activo puede mover sustancias contra un gradiente de concentración. Uno de los sistemas de transporte activo más importantes en las células animales es la bomba sodio-potasio, que mantiene bajas concentraciones de iones sodio y altas concentraciones de iones potasio en el citoplasma.

La entrada o salida controlada de materiales de la célula también puede tener lugar por endocitosis o exocitosis, pro-

bien puede efectuarse por unos conductos citoplasmáticos, los plasmodesmos, que interconectan los protoplastos de las células vecinas. Este movimiento se llama transporte simplástico.

SUGERENCIAS PARA UNA LECTURA MÁS AVANZADA

ALBERTS, BRUCE, DENNIS BRAY, JULIAN LEWIS, MARTIN RAFF, KEITH ROBERTS, and JAMES D. WATSON: *Molecular Biology of the Cell*, Garland Publishing, Inc., New York, 1983.*

Un gran libro que abarca la biología molecular y el comportamiento de las células de animales y plantas pluricelulares. Un enfoque verdaderamente moderno de la célula, un libro bellamente ilustrado. Escrito para los cursos introductorios a la biología celular.

CRAM, JANE M., and DONALD J. CRAWE: *The Essence of Organic Chemistry*, Addison-Wesley Publishing Co., Reading, Mass., 1978.

Un libro de texto elemental que hace énfasis en los temas de la química orgánica más relevantes para los procesos biológicos.

GIESE, ARTHUR C.: *Cell Physiology*, 5th ed., W. B. Saunders Co., Philadelphia, 1979.

Una descripción de los problemas más importantes de la fisiología celular, concebido para estudiantes más avanzados.

GUNNING, B. E. S., and A. W. ROBARDS (Eds): *Intercellular Communications in Plants: Studies on Plasmodesmata*, Springer-Verlag, New York, 1976.

Una destacada serie de revisiones sobre la estructura de los plasmodesmos, su distribución y probable función realizada por los primeros especialistas en este campo.

GUNNING, B. E. S., and M. W. STEER: *Ultrastructure and the Biology of Plant Cells*, Crane, Russak & Co., Inc., New York, 1975.

Una colección de micrografías electrónicas vegetales acompañadas de explicaciones.

LEHNINGER, ALBERT L.: *Principles of Biochemistry*, Worth Publishers, Inc., New York, 1982.

Este texto introductorio sobresale por su claridad y por su consistente enfoque de la célula viva. Contiene numerosas aplicaciones médicas y prácticas.

O'BRIEN, T. P., and MARGARET E. MCCULLY: *Plant Structure and Development: A Pictorial and Physiological Approach*, The Macmillan Company, London, 1969.*

Un hermoso atlas ilustrado de la estructura y desarrollo celular en las plantas superiores.

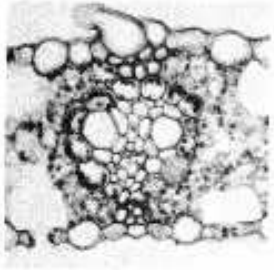
ROBINSON, DAVID G.: *Plant Membrane*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1985.

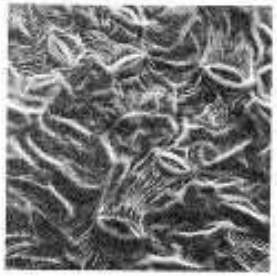
Una monografía al día sobre la estructura y función de las membranas vegetales.

STUMPF, P. K., and E. E. CONN (Eds.): *The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise*, Vol. 1, The Plant Cell, N. E. Tolbert (Ed.), Academic Press, New York, 1980.

Un libro realizado por numerosos autores que trata la estructura y función de las células. El capítulo primero es introductorio y discute la célula en general. Cada uno de los restantes capítulos se dedica a un componente subcelular distinto.

* Disponible en encuadernación rústica.





C A P Í T U L O 5

5-1
El sol, la estrella más cercana a la Tierra. Durante la fotosíntesis, la energía radiante procedente del sol se transforma en energía química capaz de llevar a cabo los procesos metabólicos vinculados con la vida terrestre. En la figura se ve una enorme llamarada de gas incandescente (una prominencia solar) producida en el curso de una violenta tormenta solar.

El flujo de energía

La vida sobre la Tierra depende del flujo de energía procedente de las reacciones termonucleares que tienen lugar en el corazón del sol (Figura 5-1). La cantidad de energía que el sol suministra a la Tierra en forma de radiación es de 13×10^{23} (el número 13 seguido de 23 ceros) calorías por año. Realmente se trata de una cantidad difícil de imaginar. Por ejemplo, el total de energía que llega diariamente a la Tierra es el equivalente a aproximadamente 1 millón de bombas atómicas similares a la de Hiroshima.

Aproximadamente una tercera parte de esta energía solar es reflejada inmediatamente al espacio en forma de luz (de forma similar a la luz que nosotros recibimos de la luna). Una gran parte de los dos tercios restantes es absorbida por la Tierra y convertida en calor. Parte de esta energía calorífica absorbida sirve para evaporar el agua de los océanos, produciendo las nubes que, a su vez, producen la lluvia y la nieve. La energía solar, en combinación con otros factores, es también responsable de los movimientos del aire y del agua que influyen en los diferentes tipos de clima que existen sobre la superficie de la Tierra.

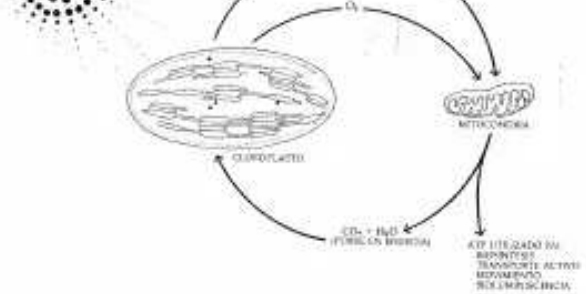
Menos del 1 por ciento de la energía solar que llega a la Tierra se convierte, a través de una serie de operaciones que realizan las células de las plantas y otros organismos fotosintéticos, en la energía que permite casi todos los procesos vitales. Los sistemas vivos cambian la energía de una forma a otra, transformando las radiaciones del sol en las energías química y mecánica utilizadas por los seres vivos (ver Figura 5-2).

Estos conceptos referidos a las relaciones vitales entre vegetales y animales, y entre energía y vida, son relativamente recientes. Forman parte del estudio de la *termodinámica*: la ciencia que estudia los intercambios energéticos. La palabra energía es tan común en nuestro mundo actual, tan preocupado por este tema, que es sorprendente descubrir que la palabra en sí misma no apareció hasta hace aproximadamente 100 años. A continuación consideraremos en primer lugar unos pocos principios termodinámicos y posteriormente exploraremos la forma en que los enzimas intervienen en muchas de las reacciones y procesos que tienen lugar en las células.

5-2
Un ejemplo del flujo de la energía biológica. La energía de la radiación solar se produce como consecuencia de las reacciones de fusión que tienen

produzcan, la energía de los productos de la reacción más la energía liberada en la reacción es igual a la energía que poseían los productos iniciales de la misma.

tiene en el sol. Los cloroplastos, presentes en todas las células fotosintéticas eucarióticas, capturan esta energía y la utilizan para convertir el agua y el dióxido de carbono en hidratos de carbono, como la glucosa, el almidón y otras moléculas energéticas. El oxígeno se libera al aire como un producto de estas reacciones fotosintéticas. Las mitocondrias (orgánulos presentes en todas las células eucarióticas) degradan estos hidratos de carbono y transfieren la energía almacenada a moléculas de ATP. Este proceso (la respiración celular) consume oxígeno y produce dióxido de carbono y agua, completando así el ciclo.



LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

La energía es un concepto esquivo. Generalmente se define de forma operativa, es decir, más por lo que hace que por lo que realmente es. Hasta hace menos de 200 años, el calor (la forma de energía más fácil de estudiar) era considerado incluso como una sustancia independiente, aunque carente de peso, llamada "calórico". Un objeto estaba caliente o frío dependiendo de cuanto calórico contenía; cuando un objeto frío se colocaba cerca de otro caliente, el calórico fluía del caliente al frío; cuando un metal era golpeado con un martillo, se calentaba debido a que el calórico era obligado a salir a la superficie. A pesar de que la idea del calórico se ha demostrado incorrecta, el concepto es sorprendentemente útil.

La primera ley

Más que ninguna otra serie de acontecimientos, el rápido desarrollo de la máquina de vapor a finales del siglo dieciocho cambió el pensamiento científico acerca de la naturaleza de la energía. La energía se asoció al trabajo, y el calor y el movimiento pasaron a ser vistos como formas de energía. El camino estaba abierto para la formulación de las leyes de la termodinámica. La *primera ley de la termodinámica* establece, de forma bastante simple, *que la energía puede ser transformada pero no puede ser creada ni destruida.*

En las máquinas, por ejemplo, la energía química (ya sea en forma de carbón o gasolina) se convierte en energía calorífica, que a continuación se convierte en movimientos mecánicos (energía cinética). Parte de esta energía vuelve a ser transformada en calor debido al rozamiento que producen estos movimientos, y otra parte sale de la máquina en forma de productos de desecho. A diferencia del calor de la máquina o de la caldera, el calor producido por rozamiento y el perdido en los desechos no pueden producir "trabajo", es decir, no pueden mover engranajes, debido a que se disipan en el ambiente. Pero, sin embargo, forman parte de la ecuación global. De hecho, los ingenieros calculan que la mayor parte de la energía que consume una máquina se disipa aleatoriamente como calor; la mayoría de las máquinas trabajan con rendimiento inferiores al 25 por ciento.

La noción de energía potencial se desarrolló durante el transcurso de los estudios sobre el rendimiento de las máquinas. A un barril de petróleo o una tonelada de carbón se le podía asignar una cierta cantidad de energía potencial, expresada en términos de calor liberado al quemarse. El rendimiento de la conversión de energía potencial en energía utilizable dependía del diseño del sistema de conversión energética.

A pesar de que estos conceptos fueron formulados en términos de máquinas que funcionan con energía calorífica, se aplican también a otros sistemas. Por ejemplo, una roca situada en la cima de una colina contiene energía (energía potencial). Dándole un pequeño empujón (energía de activación), la roca rueda pendiente abajo convirtiendo la energía potencial en energía de movimiento y produciendo calor por rozamiento. Como hemos mencionado anteriormente, el agua puede tener también energía potencial (página 59). Cuando el agua cae desde la parte superior de una cascada o de una presa puede mover las ruedas de un molino, que al girar muelen el trigo. Por lo tanto, en este sistema, la energía potencial del agua se convierte en la energía cinética de las ruedas y los engranajes y en el calor producido tanto por el propio movimiento del agua como por las ruedas y engranajes al girar.

La luz es otra forma de energía, como lo es también la electricidad. La luz puede ser transformada en energía eléctrica y la energía eléctrica, a su vez, en luz (pasando a través del filamento de tungsteno en una bombilla).

La primera ley de la termodinámica establece que en los intercambios y transformaciones de energía, en cualquier sitio y de cualquier forma en que éstos se

La segunda ley

Desde el punto de vista biológico, la *segunda ley de la termodinámica* es la más interesante. Esta ley predice el sentido de todos los acontecimientos que implican intercambios de energía; es por este motivo que se la ha llamado la "flecha del tiempo". Una forma de enunciar la segunda ley es: *En todos los intercambios y transformaciones de energía, si no hay entradas ni salidas de energía en el sistema estudiado, la energía potencial del estado final siempre será menor que la energía potencial del estado inicial.* Esta segunda ley está de acuerdo con nuestra experiencia cotidiana (Figura 5-3). Por sí mismo, un bloque de piedra rodará pendiente abajo, pero nunca hacia arriba. El calor se transmitirá de un objeto caliente a otro frío pero nunca en el sentido contrario. Nuestras células pueden procesar la glucosa enzimáticamente para producir dióxido de carbono y agua pero, ya que no podemos captar la energía del sol como hacen las plantas, nuestros procesos enzimáticos no pueden producir glucosa a partir de dióxido de carbono y agua.

En un proceso en el cual la energía potencial del estado final es menor que la del inicial se produce energía (de otra manera se violaría la primera ley de la termodinámica). Un proceso productor de energía se llama *reacción exergónica*. Tal y como la segunda ley predice, sólo las reacciones exergónicas tienen lugar espontáneamente. (La palabra "espontáneamente" no dice nada acerca de la velocidad de reacción, sino únicamente si puede o no ocurrir.) Por el contrario, las *reacciones endergónicas* requieren energía y, en consecuencia, para que tengan lugar, necesitan un aporte de energía mayor que la diferencia de energía entre productos y reactivos.

Un factor importante para determinar si una reacción es exergónica es ΔH, la variación del calor total o entalpía del sistema (Δ representa la variación y H, el calor total o entalpía). En general, la variación de entalpía es aproximadamente igual a la variación de energía potencial. Como se indica en el Apéndice A, el cambio de energía que tiene lugar cuando, por ejemplo, la glucosa se oxida puede ser medido con un calorímetro y expresado en términos de ΔH. La oxidación de un mol de glucosa produce 673 kilocalorías. (Un mol de una sustancia es igual a su peso molecular expresado en gramos. Por ejemplo, el peso atómico del carbono es 12 y el del oxígeno es 16, por tanto el peso molecular del CO_2 es 44. Un mol de CO_2 es por consiguiente 44 gramos de CO_2.)

$$C_6H_{12}O_6 + 6O \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$
$$\Delta H = -673 \text{ kcal/mol}$$

El signo menos indica que la energía ha sido liberada. Generalmente, una reacción química con ΔH negativa es una reacción exergónica.

Además de la ganancia o pérdida de calor, existe otro factor que puede determinar el sentido del proceso.

5-3
Algunas ilustraciones de la segunda ley de la termodinámica. En cada caso se disipa una cierta cantidad de energía: en la pieza de cobre caliente, en las moléculas de gas bajo presión y en la hilera ordenada de libros. En la naturaleza los procesos tienden al azar, al desorden. Sólo un aporte de energía puede invertir esta tendencia y reconstruir el estado inicial a partir del final. En última instancia, sin embargo, el desorden prevalecerá, ya que la energía del universo es finita.

Este factor, llamado *entropía*, es una medida del desorden, o del nivel de azar dentro de un sistema. Volvamos a utilizar el agua como ejemplo. El paso de hielo a agua líquida y el paso de agua líquida a vapor de agua son procesos endotérmicos (para que ocurran es necesario movilizar una gran cantidad de energía de los alrededores). No obstante, en condiciones apropiadas, se producen espontáneamente. El factor clave en estos procesos es el aumento de entropía. En el caso del cambio de hielo a agua líquida, un sólido se transforma en un líquido, por lo que algunos de los enlaces que mantienen las moléculas de agua unidas en un cristal (hielo) se rompen. Cuando el agua líquida se transforma en vapor, los puentes de hidrógeno que aún quedan se rompen y las moléculas de agua se separan, una a una. En cada uno de estos casos, el desorden del sistema ha aumentado.

La noción de que un mayor desorden corresponde más a una situación en la que tenemos muchos objetos pequeños que no cuando poseemos unos pocos de mayor tamaño está de acuerdo con nuestra experiencia cotidiana. Si tenemos 20 papeles sobre una mesa, la posibilidad de desorden es mayor que si sólo tenemos 2, o incluso 10. Si partimos por la mitad cada uno de los 20 papeles, la entropía del sistema (las posibilidades de situaciones aleatorias) aumenta. La relación entre entropía y energía es también fácil de entender

$E = mc^2$

Los protones y los neutrones tienen asignados

ser cero o incluso positiva. Puesto que T es siempre positiva, a mayor diferencia de entropía, más negativa será ΔG: es decir, la reacción será más exergónica. Por lo tanto, se puede enunciar la segunda ley de otra

Los electrones se trasladan a un nivel energético inferior y se libera energía.

Por el contrario, durante la fotosíntesis, los electrones y los iones hidrógeno se transfieren desde el agua

arbitrariamente un peso atómico de 1 (ver Apéndice A). Por lo tanto, se podría esperar que un elemento que, por ejemplo, tuviera dos veces más protones y neutrones que otro, pesara también dos veces más. Esta suposición es cierta, o casi cierta. Si se mide el peso de los núcleos con suma cuidado, tanto como sea posible con los instrumentos desarrollados por la física moderna, los núcleos pequeños tienen siempre, en proporción, unos pesos ligeramente superiores a los de los núcleos mayores. Por ejemplo, el isótopo más común del carbono tiene una combinación total de 12 protones y neutrones; y por lo tanto, al carbono, por convención, se le asigna un peso atómico de 12. El átomo de hidrógeno, sin embargo, no tiene un peso atómico de 1, como cabría esperar, sino de 1,008. El helio tiene dos protones y dos neutrones. Sin embargo, no tiene un peso de 4, o de 4,032 (cuatro veces el peso del hidrógeno), sino que pesa, en relación con el carbono, 4,0026. De forma similar, el oxígeno, con una combinación total de 16 protones y neutrones, tiene un peso atómico, en relación con el del carbono, de 13,995. En pocas palabras, cuando los protones y neutrones están ensamblados en un núcleo atómico, existen unas ligeras variaciones en el peso, que reflejan variaciones en la masa.

Uno de los más antiguos y fundamentales conceptos de la química es la ley de la conservación de las masas, es decir, la masa no se crea ni se destruye. Esto no es así en condiciones de temperatura extremadamente alta, cuando los núcleos atómicos se fusionan para dar lugar a nuevos elementos. ¿Qué le sucede a la masa "perdida" en el curso de esta fusión? Esta es la cuestión que resuelve la mítica ecuación de Einstein $E = mc^2$, donde E representa la energía, m la masa y c es una constante igual a la velocidad de la luz. La ecuación de Einstein significa sencillamente que, en ciertas condiciones extremas y poco habituales, la masa se transforma en energía.

El sol está formado principalmente por núcleos de hidrógeno. A las elevadísimas temperaturas de su centro, estos núcleos chocan entre sí con la suficiente velocidad como para fusionarse. En una serie de etapas, cuatro núcleos de hidrógeno se fusionan para formar un núcleo de helio. En el curso de estas reacciones, se libera suficiente energía como para mantener la reacción de fusión y para emitir enormes cantidades de energía en forma de radiación al espacio. La vida de nuestro planeta depende de la energía que el sol emite a lo largo de esta reacción. Esta misma reacción suministra, tal y como Einstein previó, la energía de la bomba de hidrógeno.

Albert Einstein en 1905, el año en que publicó su trabajo sobre la teoría de la relatividad. Tenía entonces 26 años y trabajaba en la oficina de patentes de Berna como técnico de tercera clase.

intuitivamente. Si uno de nosotros encontrara su habitación en orden y con los libros dispuestos alfabéticamente en la estantería, reconocería que alguien ha estado trabajando (ha gastado energía). De la misma forma, ordenar los papeles sobre la mesa requiere un gasto de energía.

Volvamos ahora a la cuestión de los cambios de energía que determinan el curso de las reacciones químicas. Como ya se ha dicho, tanto la diferencia de entalpía del sistema (ΔH) como la de entropía (que se simboliza como ΔS) contribuyen al intercambio global de energía. Este intercambio total, que considera tanto la entalpía como la entropía, se llama *diferencia de energía libre* y se simboliza con ΔG, en honor del físico norteamericano Josiah Williard Gibbs (1839-1903), que fue uno de los primeros en integrar todas estas ideas.

Retengamos ΔG en la memoria y examinemos ahora una vez más la oxidación de la glucosa. La ΔH de esta reacción es −673 kcal/mol. La ΔG es −686 kcal/mol. Por lo tanto, el factor entropía ha contribuido con 13 kcal/mol al intercambio de energía libre del proceso. Las diferencias de entalpía y de entropía han contribuido a la disminución del estado energético de los productos de la reacción.

La diferencia de energía libre, ΔG, puede servir también para predecir si un proceso ocurrirá cuando ΔH es cero o incluso positiva. Por ejemplo, confirma nuestras primeras observaciones de que el calor se transmitirá desde un objeto caliente a otro frío, o de que las moléculas coloreadas se difundirán en un vaso de agua. En cada uno de estos procesos el estado final tiene más entropía, y por lo tanto menos energía potencial, que el estado inicial.

La relación entre ΔG, ΔH y entropía viene dada por la siguiente ecuación:

$$\Delta G = \Delta H - T\,\Delta S$$

Esta ecuación establece que la diferencia de energía libre es igual a la diferencia de entalpía (el signo menos de las ecuaciones exotérmicas indica que se libera calor) menos la diferencia de entropía, la cual está afectada por la temperatura absoluta T. En las reacciones exergónicas, ΔG es siempre negativa, pero ΔH puede

son esenciales para las actividades normales de las células.

Los sistemas vivos llevan a cabo esta enorme actividad química en unas condiciones extremadamente difíciles. La mayoría de estas reacciones tienen lugar en el

formia más sencilla. En general, todos los procesos naturales son exergónicos.

La biología y la segunda ley de la termodinámica

Las leyes de la termodinámica son de una importancia crucial para la biología, así como para la física y la química. Constituyen los principios organizadores bajo los cuales toda una serie de procesos distintos pueden ser unificados. Además, como veremos en el siguiente capítulo, permiten una especie de contabilidad bioquímica.

La implicación más interesante de la segunda ley, en lo que concierne a la biología, es la relación entre la entropía, por un lado, y el orden y la organización, por el otro. Los sistemas vivos gastan continuamente grandes cantidades de energía para mantener un orden. Dicho en términos químicos, los sistemas vivos gastan constantemente energía en mantener una posición alejada del equilibrio. Si se llegara al equilibrio, las reacciones químicas que tienen lugar en la célula, a efectos prácticos, cesarían y no se produciría más trabajo. En el equilibrio, cualquier célula moriría rápidamente.

OXIDACIÓN-REDUCCIÓN

Las reacciones químicas son esencialmente transformaciones de energía en las cuales la energía almacenada en los enlaces químicos se transfiere a otros nuevos enlaces que se forman. En estas transferencias, los electrones saltan de un nivel energético a otro (ver Apéndice A). En muchas reacciones los electrones pasan de un átomo o molécula a otro. Estas reacciones, conocidas como reacciones de oxidación-reducción (o redox) tienen una gran importancia en los sistemas vivos. La *pérdida* de un electrón se denomina *oxidación* y el átomo o molécula que pierde el electrón se considera que se ha oxidado. El motivo por el que a la pérdida del electrón se le llama oxidación es que el oxígeno, que atrae a los electrones con gran avidez, es el receptor de electrones más común.

La *reducción* representa la ganancia de un electrón. Oxidación y reducción ocurren simultáneamente; el electrón que pierde el átomo oxidado es aceptado por otro átomo que por lo tanto, se reduce.

Las reacciones redox pueden implicar a un solo electrón, como cuando el sodio pierde un electrón y se convierte en ion oxidado Na^+, y el cloro gana un electrón y pasa a ser el ion reducido Cl^-. Sin embargo, con frecuencia, la oxidación de las moléculas orgánicas implica el traslado tanto de electrones como de iones hidrógeno (protones), y la reducción de tales moléculas implica la ganancia de electrones y protones. Por ejemplo, cuando la glucosa se oxida, esta molécula pierde electrones y protones, que son captados por el oxígeno para formar agua:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energía}$$

al dióxido de carbono y, así, al reducirse el dióxido de carbono se forma glucosa:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{energía} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

En este caso los electrones pasan a un nivel más alto de energía y, por lo tanto, se requiere un aporte de energía para que la reacción tenga lugar.

En los sistemas vivos las reacciones que capturan energía (fotosíntesis) y las reacciones que liberan energía (glicólisis y respiración) son reacciones de oxidación-reducción. Como hemos visto, la oxidación completa de un mol de glucosa libera 686 kilocalorías de energía libre (por el contrario, la reducción del dióxido de carbono para formar un mol de glucosa permite almacenar 686 kilocalorías de energía libre en los enlaces químicos de la glucosa). Si durante la oxidación de la glucosa la energía se liberara de una sola vez, la mayor parte de ella se disiparía en forma de calor. Esto no sólo carecería de utilidad para la célula, sino que las altas temperaturas resultantes la destruirían. Sin embargo, en los sistemas vivos se han desarrollado toda una serie de mecanismos que regulan estas reacciones, además de otras muchas, de forma que la energía se almacena en enlaces químicos particulares a partir de los cuales puede ser liberada en pequeñas dosis según las necesidades de la célula.

ENZIMAS Y SISTEMAS VIVOS

En cualquier sistema vivo tienen lugar cientos de reacciones químicas diferentes, muchas de ellas de forma simultánea. El *metabolismo* (del griego *metabole*, que significa "cambio") sería el conjunto de todas estas reacciones. El mero listado de las reacciones individuales difícilmente nos permitirá entender las actividades metabólicas de la célula. Afortunadamente, existen algunos principios generales que nos guían a través del laberinto que es el metabolismo celular. En primer lugar, todas las reacciones que ocurren en una célula requieren *enzimas*: los catalizadores y reguladores de los procesos metabólicos de los sistemas vivos. En segundo lugar, los bioquímicos agrupan estas reacciones en series ordenadas de pasos, llamadas vías, que con frecuencia constan de una docena o más de reacciones consecutivas. Cada una de estas vías tiene una función en el mantenimiento de la vida de la célula u organismo. Además, algunas de estas vías tienen muchos pasos en común, como los que intervienen en la síntesis de diferentes aminoácidos o en la de las distintas bases nitrogenadas. Algunas vías convergen: por ejemplo, la vía mediante la cual se degradan las grasas para producir energía conduce a la misma vía por la cual se degrada la glucosa, también para producir energía (Figura 5-4).

Muchos sistemas vivos tienen vías únicas. Los vegetales invierten energía en construir paredes celulares de

5-5
Un modelo de la hipótesis llave-cerradura de la acción enzimática. Una molécula de sacarosa se hidroliza para producir una molécula de glucosa y una de fructosa. El enzima sacarasa (...)

5-6
Un modelo de enzimas. Este enzima (el enzima digestivo quimotripsina) está compuesto por tres cadenas polipeptídicas. Los grupos amino (...) cadenas, y entre cadenas y moléculas de agua adyacentes. Todo ello basado en las cargas positivas o negativas (polaridad) de los distintos aminoácidos.

5-4
Una moderna autopista y la sinuosa carretera antigua a su derecha son vías alternativas para atravesar las montañas. Ciertas reacciones químicas idénticas pueden transcurrir por vías alternativas lo que representa importantes diferencias en su velocidad.

celulosa, una actividad que no tienen las células animales. Los eritrocitos, especializados en la síntesis de moléculas de hemoglobina, sólo están presentes en los animales. Por lo tanto, no es sorprendente que las diferencias distintivas entre las células y los organismos no sólo se reflejan en su forma y funciones, sino también en su bioquímica. Lo que sí es sorprendente es que una gran parte del metabolismo de los más diversos organismos sea tan similar; las diferencias en muchas de las vías metabólicas de los seres humanos, robles, setas y medusas son muy pequeñas. Algunas vías se encuentran prácticamente en todos los sistemas vivos.

La magnitud del trabajo químico que llevan a cabo las células queda ilustrado por el hecho de que la mayor parte de los miles de moléculas diferentes que se encuentran dentro de una célula han sido sintetizadas allí mismo. Al total de reacciones químicas implicadas en esta síntesis se les llama *anabolismo*. Las reacciones anabólicas generalmente implican una ordenación de átomos (una disminución de la entropía), y casi siempre requieren energía (endergónicas). Las células también están degradando constantemente moléculas grandes; estas actividades, conocidas en su conjunto como *catabolismo*, representan una disminución de la ordenación de los átomos (un aumento de la entropía) y en general liberan energía (exergónicas). Las reacciones catabólicas sirven para dos propósitos: (1) liberar la energía necesaria para el anabolismo y otras actividades celulares, y (2) servir como fuente de materias primas para los procesos anabólicos. Por eso, ambos aspectos del metabolismo (anabolismo y catabolismo) interior de las células vivas, con la intervención de miles de moléculas diferentes. La temperatura no puede ser muy alta; de lo contrario, muchas de las frágiles estructuras, de las cuales depende la vida, se destruirían. ¿Cómo es posible realizar toda esta compleja actividad química? Esta pregunta puede ser contestada con una sola palabra: enzimas. Sin enzimas las reacciones bioquímicas transcurrirían de forma tan lenta que sería como si no se produjeran, y las actividades que asociamos a la vida dejarían de existir.

LOS ENZIMAS COMO CATALIZADORES

Los enzimas son los catalizadores de las reacciones biológicas. Difieren de otros catalizadores en que son muy selectivos en su acción. Algunos enzimas catalizan reacciones en las que sólo interviene un tipo de reactante. En las reacciones catalizadas por enzimas, el reactante (o reactantes) sobre el cual opera un enzima se llama *sustrato*. La selectividad del enzima para escoger un sustrato es su *especificidad*. Por otro lado, los enzimas se parecen a otros catalizadores en que no se gastan en el curso de la reacción y por tanto pueden ser utilizados una y otra vez.

Los enzimas aceleran en gran medida la velocidad a la que transcurren las reacciones. Por ejemplo, la reacción del dióxido de carbono con el agua,

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$$

puede ocurrir espontáneamente, tal y como tiene lugar en los océanos. Sin embargo, en el cuerpo humano, esta reacción está catalizada por un enzima, la anhidrasa carbónica (los nombres de los enzimas suelen acabar en "asa"). La anhidrasa carbónica es uno de los enzimas más eficientes que se conocen: cada molécula de enzima permite la producción de 10^6 (100 000) moléculas del producto, ácido carbónico, por segundo. La reacción catalizada es 10 veces más rápida que la no catalizada. En los animales, esta reacción es esencial para transferir el dióxido de carbono desde las células, donde se produce, hasta la corriente sanguínea, que lo transporta a los pulmones.

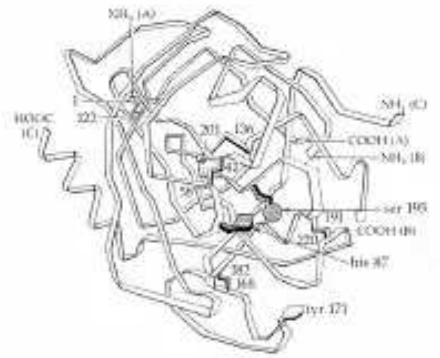
EL CENTRO ACTIVO

Los enzimas son proteínas globulares complejas constituidas por una o más cadenas polipeptídicas (ver Capítulo 3) y que están plegadas de manera que presentan una concavidad o bolsillo dentro del cual la molécula o moléculas reaccionantes (el sustrato) encajan y donde tiene lugar la reacción. Esta parte del enzima es el *centro activo*. El centro activo está formado por un pliegue muy exacto de la cadena polipeptídica. La relación entre el centro activo y el sustrato es muy preciso y con frecuencia se ha comparado a la de una cerradura y su llave (Figura 5-5).

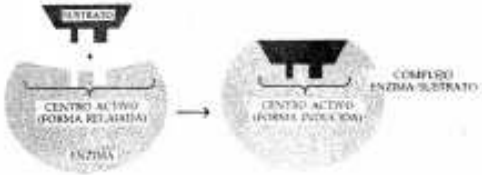
Una enzima, la sacarasa, ataca a la sacarosa, un disacárido que consiste en una molécula de glucosa y otra de fructosa. El enzima implicado en la reacción es específico para este proceso; el centro activo de este enzima se ajusta perfectamente a la superficie apuesta de la molécula de sacarosa.

Una cadena polipeptídica típica tiene un grupo amino terminal ($-NH_2$) y un grupo terminal $-COOH$ de cada una de ellas están señalados. Los números representan la posición en las cadenas de determinados aminoácidos y de algunos puentes disulfuro que conectan ciertos aminoácidos. La forma tridimensional de la molécula es el resultado de la combinación de puentes disulfuro y de interacciones entre

Como resultado de los pliegues y giros de las cadenas polipeptídicas, determinados aminoácidos quedan juntos en una configuración muy específica y forman así el centro activo del enzima. En color están dibujados los dos aminoácidos que se sabe forman parte del centro activo.



5-7
Un modelo de la hipótesis del ajuste inducido en la actividad enzimática. Se cree que el centro activo es flexible y, por lo tanto, capaz de ajustar su forma o conformación a la de la molécula de sustrato. Esto induce un estrecho ajuste entre el centro activo y el sustrato.



El centro activo, además de una disposición tridimensional muy precisa, presenta también un orden muy concreto de áreas cargadas y no cargadas, hidrófilas e hidrófobas, sobre su superficie. Si una porción particular del sustrato tiene una carga negativa, la parte correspondiente del centro activo tiene una carga positiva, y así sucesivamente. Por lo tanto, el centro activo no sólo confina a la molécula de sustrato, sino que también la orienta en la dirección adecuada.

No es necesario que los aminoácidos correspondientes al centro activo estén dispuestos uno junto al otro en las cadenas polipeptídicas. De hecho, en un enzima con estructura cuaternaria, pueden estar en cadenas polipeptídicas diferentes, como se observa en la figura 5-6. Los aminoácidos quedan situados correctamente en los centros activos gracias a los precisos pliegues de las cadenas polipeptídicas de la molécula.

La hipótesis del ajuste inducido

Durante los últimos años, los estudios sobre la estructura enzimática han sugerido que la unión que tiene lugar entre el enzima y el sustrato altera la conformación del enzima, induciendo de esta manera un ajuste

más preciso entre el centro activo y las moléculas de sustrato. Se cree que este ajuste inducido puede ocasionar ciertas deformaciones en las moléculas que reaccionan y de esta forma facilitar la reacción (Figura 5-7).

se representa en la figura 5-8. A primera vista, el NAD parece complejo y extraño, pero si lo miramos con más detalle, encontraremos que es posible reconocer la mayor parte de sus componentes. Las dos unidades desig-

Como consecuencia de ello, un organismo vivo lleva a cabo sus actividades químicas con notable eficacia. En primer lugar, existe una baja acumulación de productos de desecho, ya que en general se utilizan en la siguiente reacción de la vía. Una segunda ventaja de estas

y proporciones adecuadas. De esta manera, las células evitan una superproducción que implicaría un desperdicio de energía y de materias primas. La disponibilidad de moléculas de sustrato o de cofactores es el principal factor en la limitación de la actividad enzimá-

COFACTORES EN LA ACCIÓN ENZIMÁTICA

La actividad catalítica de algunos enzimas depende exclusivamente de su estructura proteica. Sin embargo, muchos enzimas requieren uno o más componentes no proteínicos, llamados *cofactores*, para poder funcionar.

Los iones como cofactores

Ciertos iones son cofactores para algunos enzimas particulares. Por ejemplo, para la mayoría de las reacciones enzimáticas que transfieren un grupo fosfato de una molécula a otra se requiere el ion magnesio (Mg^{2+}). Sus cargas positivas sostienen al grupo fosfato cargado negativamente en la posición adecuada. Otros iones, como el Na^+ y el K^+ desempeñan papeles similares en otras reacciones. En algunos casos, los iones sirven para mantener unida a la proteína enzimática.

Coenzimas y vitaminas

Los cofactores orgánicos no proteínicos también pueden desempeñar un papel importante en las reacciones catalizadas por enzimas. Estos cofactores se llaman *coenzimas*. Por ejemplo, en algunas reacciones de oxidación-reducción, los electrones son transferidos a lo largo de una molécula que sirve como aceptor de electrones. Existen varios tipos de aceptores de electrones en cualquier célula, y cada uno está confeccionado de forma que mantiene al electrón en un nivel energético ligeramente diferente. Por ejemplo, veamos uno de ellos, el nicotinamín adenín dinucleótido (NAD) que actúa como aceptor de electrones. Los azúcares están ligados a dos grupos fosfato. Uno de estos azúcares está ligado a la adenina, una base nitrogenada. El otro está unido a otra base nitrogenada, la nicotinamida. (Un *nucleótido* está formado por una base nitrogenada, un azúcar y un fosfato; una molécula que contiene dos de estas unidades es un dinucleótido.)

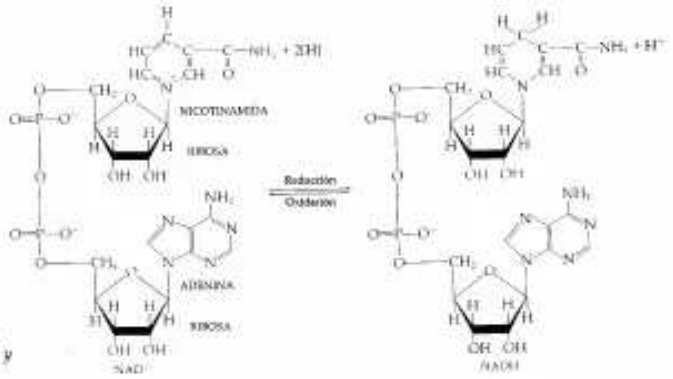
El anillo de la nicotinamida constituye el extremo activo del NAD, es decir, la parte que acepta los electrones. La nicotinamida es una vitamina (la niacina). Las vitaminas son compuestos que muchos organismos necesitan en pequeñas cantidades; los seres humanos y otros animales no pueden sintetizar vitaminas y, por lo tanto, deben obtenerlas de su dieta. Cuando hay nicotinamida, nuestras células pueden utilizarla para sintetizar NAD. Muchas vitaminas son coenzimas o partes de coenzimas.

El nicotinamín adenín dinucleótido, como muchos otros coenzimas, se recicla. Es decir, el NAD^+ se regenera cuando el NADH + H^+ transfiere sus electrones a otro aceptor de electrones. Por lo tanto, a pesar de que este coenzima interviene en muchas reacciones celulares, el número real de moléculas de NAD que se necesitan es relativamente pequeño.

Algunos enzimas utilizan cofactores que permanecen unidos a la proteína. Tales cofactores se denominan grupos prostéticos. Algunos ejemplos de grupos prostéticos son los grupos de sulfuro de hierro de las ferrodoxinas (página 104), o el piridoxal fosfato (vitamina B_6) de algunas transaminasas.

VÍAS ENZIMÁTICAS

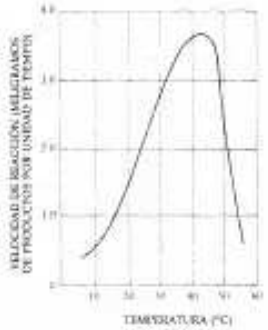
Los enzimas actúan en una serie ordenada de pasos (las vías a las que nos hemos referido anteriormente). Otra característica importante de la actividad metabólica de las células es la precisión con la que cada célula regula la síntesis de los productos necesarios para su propia supervivencia, produciéndolos en las cantidades



5-8
El nicotinamín adenín dinucleótido (NAD) en su forma oxidada, NAD^+, y en su forma reducida, NADH.

reacciones consecutivas es fácilmente comprensible si se piensa que las reacciones pueden ocurrir en ambas direcciones; es decir, son reversibles (ver Apéndice A). Si cada producto de una serie de reacciones se utiliza en la siguiente reacción casi tan rápidamente como se forma, la tendencia a la reversibilidad queda minimizada. Además, si el producto final se utiliza también rápidamente, toda la serie de reacciones tiende a completarse. Otra ventaja es que los grupos de enzimas que intervienen en una vía común pueden segregarse dentro de la célula. Algunos se localizan en pequeñas vesículas o sacos cerrados por membranas en el interior del citoplasma. Otros están incluidos en las membranas de orgánulos especializados, como las mitocondrias o los cloroplastos.

REGULACIÓN DE LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA



5-9
Efecto de la temperatura en la velocidad de una reacción controlada por un enzima. Las concentraciones de enzima y de moléculas de sustrato son constantes. La velocidad de reacción, como en la mayoría de las reacciones, aproximadamente se duplica por cada aumento de 10 °C en la temperatura hasta llegar a los 40 °C. Por encima de esa temperatura la velocidad disminuye y, aproximadamente a los 60 °C, la reacción se para completamente, presumiblemente debido a que el enzima se ha desnaturalizado.

ática y, por este motivo, la mayoría de los enzimas trabajan a unas tasas claramente inferiores a su máximo posible.

La temperatura afecta a las reacciones enzimáticas. Un aumento de la temperatura también incrementa la velocidad de las reacciones catalizadas por enzimas, pero sólo hasta cierto punto. Como se ve en la Figura 5-9, la velocidad de la mayoría de las reacciones enzimáticas aproximadamente se duplica por cada aumento de 10 °C de temperatura, y desciende muy bruscamente a partir de 40 °C aproximadamente. El incremento de la velocidad de reacción se debe al aumento de energía del sustrato; el descenso de la velocidad de reacción se produce como consecuencia de que las moléculas de enzimas comienzan a vibrar y a moverse, rompiéndose los puentes de hidrógeno y otras frágiles fuerzas que las mantienen unidas.

El pH de la solución donde se producen las reacciones también afecta a la actividad enzimática. La conformación de un enzima depende, además de otros factores, de la atracción y repulsión que existe entre los aminoácidos cargados positivamente (básicos) y negativamente (ácidos). Cuando el pH cambia, estas cargas también lo hacen y, entonces, la forma del enzima cambia hasta ser tan drásticamente alterada que deja de ser funcional. Probablemente lo más importante son los cambios que se producen en las cargas de los centros activos y en los sustratos, de manera que la capacidad de unión se ve afectada. Algunos enzimas se encuentran con frecuencia en un pH que no es su óptimo, lo que sugiere que esta discrepancia no se debería a un error evolutivo, sino a un medio de controlar la actividad enzimática.

Los sistemas vivos poseen también mecanismos más precisos para conectar y desconectar la actividad enzimática. Algunos enzimas sólo se producen en forma inactiva y sólo se activa cuando son necesarios, generalmente por medio de otro enzima. En el Capítulo 8 se discutirán los mecanismos precisos mediante los cuales los enzimas pueden ser activados o desactivados.

EL FACTOR ENERGÉTICO: ATP

Todas las actividades biosintéticas (anabólicas) de la célula (y muchas otras actividades también) requieren energía. Una gran parte de esta energía la suministra una sola molécula, el *adenosín trifosfato* (ATP), un derivado de nucleótido que es la moneda energética corriente en la célula. La glucosa, el glucógeno y el almidón son como el dinero depositado en el banco. El ATP es como el dinero suelto que llevamos en el bolsillo.

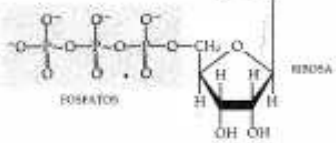
A primer golpe de vista, el ATP (representado en la Figura 5-10 en la página 80) también parece una molécula compleja. Sin embargo, como en el caso del NAD, encontramos que sus componentes son familiares. El ATP está formado por adenina, ribosa (el azúcar

5-10
El adenosín-trifosfato (ATP) es la principal moneda de cambio energético en la célula. Los enlaces entre los tres grupos fosfato en la molécula son

¿Dónde se forma el ATP? La energía liberada en las reacciones catabólicas de las células, como por ejemplo la degradación de la glucosa, se utiliza para "recargar" la molécula de ADP. Obviamente, la energía libe-

final se denomina diferencia de energía libre y se simboliza ΔG. Las reacciones exergónicas (productoras de energía) tienen una ΔG negativa. Los factores que determinan la ΔG son ΔH, la diferencia de entalpía, y ΔS, la diferencia de entropía que, multiplicada por la temperatura absoluta T, es una medi-

importantes en la función del ATP. El símbolo ~ representa a los enlaces ricos en energía.



de cinco carbonos) y tres grupos fosfatos. Estos tres grupos fosfato, muy cargados negativamente, están unidos entre sí mediante enlaces covalentes; ésta es una característica importante en la funcionalidad del ATP.

Para poder entender el papel del ATP, debemos repasar los conceptos de enlace químico y de energía de enlace. Un enlace químico es el total de fuerzas que mantienen unidos los átomos constituyentes de una molécula. Debido a que el enlace es una configuración estable, se necesita energía para romperlo y formar otro nuevo. Esta energía es la energía de activación (ver Apéndice A). Gracias a los enzimas, que reducen en gran medida la energía de activación necesaria, las reacciones esenciales para la vida pueden realizarse a una velocidad apropiada. Sin embargo, existe otra importante limitación para las reacciones químicas de los sistemas vivos: las energías de enlace de los productos de la reacción deben ser siempre inferiores a las energías de enlace de los reactantes iniciales. Siguiendo esta premisa hasta su lógica conclusión, se podría pensar que las *reacciones biosintéticas* no pueden ocurrir nunca. Por supuesto, esto no es cierto. Las células eluden este requerimiento mediante *reacciones acopladas* en las cuales las reacciones que necesitan energía están ligadas a reacciones que liberan energía. La molécula que participa más frecuentemente en dichas reacciones acopladas es el ATP.

Gracias a su estructura interna, la molécula de ATP está bien adaptada a su función en los sistemas vivos. Cuando un grupo fosfato de la molécula de ATP se separa por hidrólisis y se produce una molécula de ADP (adenosín difosfato), entonces, se libera energía:

$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + \text{fosfato}$$

En el curso de esta reacción se liberan unas 7,3 kcal/mol de ATP, una cantidad relativamente grande de energía química. La separación de un segundo grupo fosfato produce AMP (adenosín monofosfato) y libera una cantidad equivalente de energía química:

$$ADP + H_2O \rightarrow AMP + \text{fosfato}$$

Para indicar las cantidades relativamente grandes de energía que encierran estos enlaces covalentes que unen los dos fosfatos al resto de la molécula, con frecuencia se los denomina enlaces de alta energía (Figura 5-10). Sin embargo, este nombre puede inducir a error, ya que no toda la energía liberada durante la reacción procede exclusivamente del enlace. La diferencia de energía entre sustratos y productos de la reacción sólo se debe parcialmente a la energía de los enlaces. También se debe en parte a la reordenación de los orbitales electrónicos de las moléculas de ATP o ADP. Cada grupo fosfato lleva una carga negativa y en consecuencia tienden a repelerse mutuamente. Cuando se separa un grupo fosfato, la molécula experimenta un cambio en la configuración electrónica de forma que resulta una estructura con menor energía.

En la mayoría de las reacciones que tienen lugar dentro de la célula, el grupo fosfato terminal del ATP no sólo es segregado, sino que es transferido a otra molécula. Esta adición de un grupo fosfato a una molécula se conoce con el nombre de *fosforilación*; los enzimas que catalizan estas transferencias son las quinasas. Esta reacción transfiere parte de la energía almacenada en los enlaces de alta energía a compuestos fosforilados, los cuales, una vez que han adquirido un mayor nivel energético, pueden participar en la reacción.

Veamos ahora un ejemplo sencillo de intercambio energético en el cual el ATP interviene en la formación de sacarosa en la planta de la caña de azúcar. La sacarosa está formada por los monosacáridos glucosa y fructosa. En condiciones termodinámicas normales, esta síntesis es claramente endergónica y requiere un aporte de 5,5 kcal por cada mol de sacarosa formada:

$$\text{glucosa} + \text{fructosa} \rightleftharpoons \text{sacarosa} + H_2O$$

Sin embargo, en la caña de azúcar la síntesis de sacarosa, cuando está acoplada con la degradación de ATP, es en realidad exergónica. Durante la serie de reacciones implicadas en la formación de sacarosa se transfiere un grupo fosfato a una molécula de glucosa y otro a una de fructosa, activándose cada una de ellas; en consecuencia tenemos que la ecuación global es:

$$\text{glucosa} + \text{fructosa} + 2ATP \rightarrow \text{sacarosa} + 2ADP + 2\ \text{fosfatos} + H_2O$$

En esta reacción se utilizan 5,5 kcal en la formación de sacarosa y la diferencia global entre productos y sustratos es de aproximadamente 8,5 kcal. Por lo tanto, la caña de azúcar es capaz de formar sacarosa acoplando la degradación de dos moléculas de ATP a la síntesis de un enlace covalente entre la glucosa y la fructosa.

C A P Í T U L O 6

La glucosa puede ser utilizada como fuente de energía tanto en condiciones aerobias (con O_2) como anaerobias (sin O_2). Sin embargo, el máximo de energía producida a partir de los compuestos orgánicos oxidados se logra, en general, sólo bajo condiciones aerobias.

de la cual las reacciones catabólicas derivan originalmente de la energía de la radiación solar que es convertida, a través de la fotosíntesis, en energía química. Parte de esta energía química se almacena en los enlaces de alta energía del ATP antes de ser convertida en la energía de enlace de otras moléculas orgánicas. Por lo tanto, el sistema ATP/ADP sirve como un sistema universal de intercambio de energía, participando en las reacciones liberadoras de energía y en las que la necesitan.

R E S U M E N

La vida sobre este planeta depende del flujo de energía procedente del sol. Una pequeña fracción de esta energía, captada en el proceso de la fotosíntesis, se convierte en la energía que impulsa otras muchas reacciones metabólicas asociadas a los sistemas vivos y a partir de las cuales derivan el orden y organización de los sistemas vivos.

Las relaciones termodinámicas entre reacciones fotosintetizadoras y no fotosintetizadoras son sumamente complejas. Basta con postularlas en su forma más sencilla: en el curso de la fotosíntesis, la energía del sol se utiliza para formar los enlaces ricos en energía carbono-carbono, y los enlaces carbono-hidrógeno; en la respiración esos enlaces se rompen otra vez para dar dióxido de carbono y agua, liberándose energía. Al igual que pasa en las máquinas, en cada uno de los pasos de estas transformaciones de energía se pierde una parte de energía útil.

Los sistemas vivos operan de acuerdo con las leyes de la termodinámica. La primera ley de la termodinámica establece que la energía no se crea ni se destruye, a pesar de que puede cambiar de una forma a otra. La energía potencial del estado inicial (o reactantes) es igual a la energía potencial del estado final (o productos) más la energía liberada en el proceso de la reacción. La segunda ley de la termodinámica postula que, en el curso de las transformaciones de energía, la energía potencial del estado final será siempre menor que la del estado inicial. La diferencia entre la energía de los estados inicial y

la del desorden.

$$\Delta G = \Delta H - T\,\Delta S$$

Las transformaciones de energía de las células vivas implican la transferencia de electrones de un nivel energético a otro y, frecuentemente, de un átomo o molécula a otro. Estas reacciones que implican una transferencia de electrones de un átomo o molécula a otra son las llamadas reacciones de oxidación-reducción. Un átomo que pierde electrones se oxida; uno que los gana se reduce.

El metabolismo es el conjunto total de reacciones que tienen lugar en las células. Las reacciones que resultan de la rotura o degradación de moléculas se denominan, colectivamente, catabolismo. Las reacciones biosintéticas (la formación de nuevas moléculas) se llama anabolismo. Las reacciones metabólicas tienen lugar en una serie ordenada de pasos, llamados vías, cada una de las cuales tiene una función particular en la célula. Cada paso de la vía está controlado por un enzima particular.

Los enzimas sirven como catalizadores; aumentan en gran medida la velocidad a la que tienen lugar las reacciones, pero permanecen inalterados en el proceso. Los enzimas son proteínas grandes que están plegadas de forma que una serie particular de grupos de aminoácidos forman un centro activo. Las moléculas que reaccionan, denominadas sustrato, se ajustan con precisión a este centro activo. Muchos enzimas necesitan cofactores, que pueden ser simples iones, como el Mg^{2+} o el Na^+, o moléculas orgánicas no proteínicas, como el NAD. Estas últimas se denominan coenzimas.

Las reacciones catalizadas por enzimas están sometidas a un estricto control celular. La temperatura y el pH afectan a la velocidad de las reacciones enzimáticas.

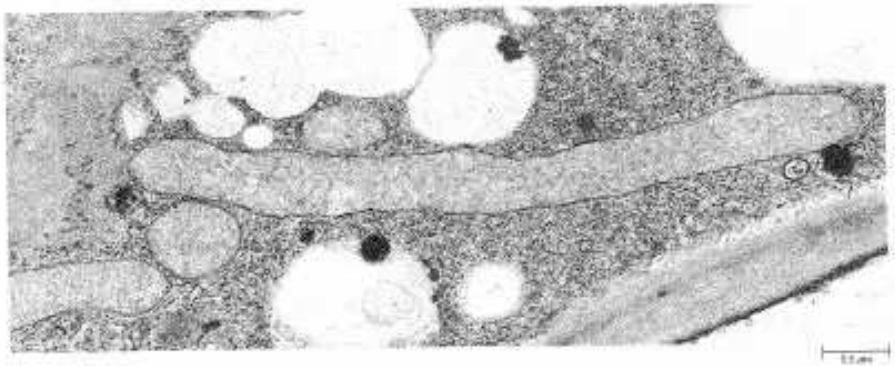
El ATP suministra la energía necesaria para la mayoría de las actividades celulares. La molécula de ATP está formada por una base nitrogenada (adenina), un azúcar de cinco carbono (ribosa) y tres grupos fosfato. Los grupos fosfato están unidos por dos enlaces ricos en energía (enlaces que liberan una gran cantidad de energía cuando se rompen). El ATP interviene en la mayoría de las reacciones que tienen lugar en los sistemas vivos como un transportador de energía.

Respiración

La respiración constituye el medio por el cual la energía de los hidratos de carbono se transfiere al ATP, el transportador universal de energía, quedando así disponible para satisfacer las necesidades inmediatas de la célula (Figura 6-1). En las páginas siguientes describiremos, con cierto detalle, de qué forma la célula degrada los hidratos de carbono y capta y almacena en los enlaces fosfato de alta energía del ATP una gran parte de la energía liberada. Este proceso se describe con detalle porque es una excelente ilustración de los principios químicos descritos en los capítulos anteriores, así como de la forma en que las células desarrollan su actividad bioquímica.

Como se mencionó en el Capítulo 3, las moléculas de hidratos de carbono que ceden energía generalmente se hallan almacenadas en las plantas en forma de sacarosa o de almidón. Antes de que se inicie el ciclo respiratorio, estas moléculas de almacenamiento deben hidrolizarse para constituir monosacáridos. En general, se considera que la respiración propiamente dicha comienza con la glucosa, la unidad básica que forma tanto la sacarosa como el almidón.

6-1
Mitocondrias de una célula de una hoja del helecho Regnellidium diphyllum. *En las mitocondrias es donde tiene lugar la respiración celular, por la cual la energía química de los compuestos orgánicos se transfiere al ATP. La mayor parte del ATP se produce en la superficie de las crestas gracias a las enzimas que forman parte de la estructura de estas membranas.*



NAD⁺ y NADH + H⁺, como en la Figura 5-8, pero preferimos seguir esta convención más sencilla.) El ATP y el $NADH_2$ representan la energía neta que la célula obtiene con este proceso.

6-3
Etapas de la glucólisis.

ces se logra, en general, sólo bajo condiciones aeróbias. Si consideramos, por ejemplo, la reacción global de la oxidación completa de la glucosa.

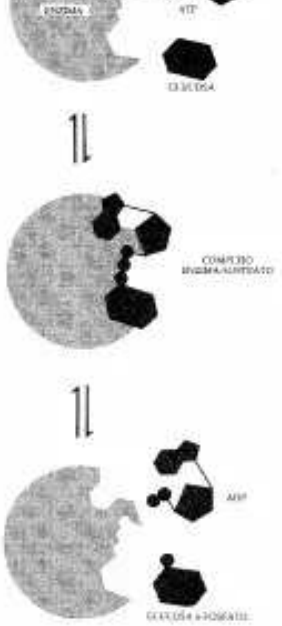
$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energía}$$

Con el oxígeno como aceptor último de electrones esta reacción es altamente exergónica (productora de energía), con una ΔG de −686 kcal/mol. Esta reacción corresponde al proceso denominado *respiración*. (Cuando se obtiene energía de los compuestos orgánicos sin la intervención del oxígeno, el proceso se denomina *fermentación*, el cual será discutido posteriormente en este capítulo.)

La respiración implica tres fases distintas: glucólisis, ciclo de Krebs y cadena de transporte electrónico. En la *glucólisis*, la molécula de glucosa, de seis carbonos, se convierte en dos moléculas, de tres carbonos, de ácido pirúvico o piruvato. (El ácido pirúvico de disocia para dar piruvato y un ion hidrógeno. El ácido pirúvico y el piruvato coexisten en un equilibrio dinámico y, por lo tanto, los dos términos pueden ser empleados indistintamente.) En el *ciclo de Krebs* y en la *cadena de transporte electrónico*, las moléculas de piruvato se convierten a su vez en dióxido de carbono y agua.

A medida que la molécula de glucosa se oxida, se va extrayendo una parte de su energía a lo largo de una serie de pequeños pasos. Esta energía se almacena en enlaces de alta energía de ATP.

De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, parte de esta energía química se disipa en forma de calor. En las aves y los mamíferos y, hasta cierto punto, en otros vertebrados, el calor que genera la respiración celular se conserva mediante diversos mecanismos, de forma que la temperatura del cuerpo del organismo se mantiene, en general, por encima de la del medio ambiente. En las plantas, generalmente la respiración es tan lenta que el calor producido prácticamente carece de efecto sobre la temperatura corporal. Sin embargo, durante el crecimiento rápido asociado con la floración, se ha encontrado que algunas partes de ciertas plantas, como *Philodendron* y *Symplocarpus foetidus*, alcanzan una temperatura de hasta 20° por encima de la temperatura del aire.



6-2
La primera de las nueve etapas de la glucólisis, descrita en el texto, implica la transferencia de un grupo fosfato de "alta energía" desde el ATP a la glucosa. En este paso se invierte energía en la reacción. Al igual que todos los pasos de la glucólisis, éste también está catalizado por un enzima específico.

GLUCÓLISIS

La glucólisis (de *glyco*, que significa "azúcar", y *lysis*, que significa "rotura") tiene lugar en una serie de nueve pasos, cada uno de ellos catalizado por un enzima específico (Figura 6-2). Esta serie de reacciones está presente en prácticamente todas las células vivas, desde las bacterias hasta las células eucarióticas de los vegetales y los animales. La glucólisis es un proceso anaerobio que tiene lugar en el líquido citoplasmático (a veces llamado citosol). Desde el punto de vista biológico, podemos considerar a la glucólisis como un proceso primitivo, en el sentido de que surgió antes de la aparición del oxígeno atmosférico y antes de que se originaran los orgánulos celulares.

En la Figura 6-3 se ilustra con detalle la vía de la glucólisis. A medida que se comentan las distintas reacciones, note cómo el esqueleto de carbono de la molécula se va desarmando a la vez que sus átomos se reordenan paso a paso. No se trata de memorizar cada uno de estos pasos, sino de seguirlos atentamente. Observemos especialmente la formación de ATP a partir de ADP y la formación de $NADH_2$ a partir de NAD. (Para ser exactos, NAD y $NADH_2$ deberían escribirse

Paso 6 El fosfato de alta energía es liberado de la molécula de glicerato 1,3-bifosfato y utilizado para recargar una molécula de ADP (se forman dos moléculas de ATP por molécula de glucosa original). Esta es una

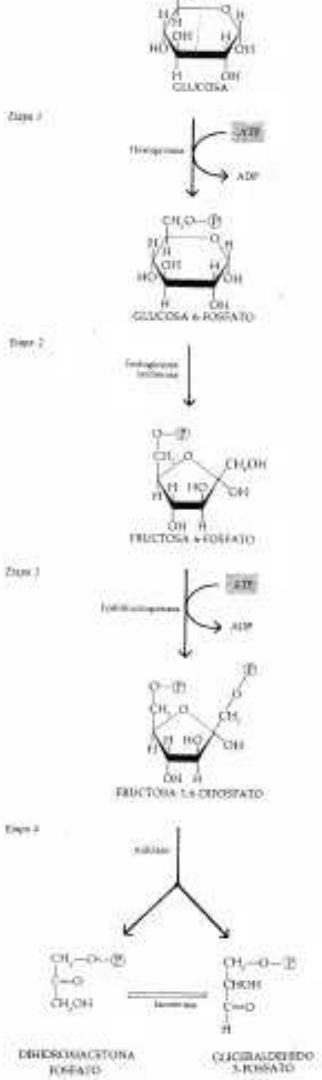
Paso 1 El primer paso de la glucólisis requiere un aporte de energía. La hidrólisis de ATP a ADP aporta esta energía de activación. El grupo fosfato terminal de la molécula de ATP se transfiere a la glucosa y se forma la glucosa 6-fosfato. La combinación de ATP con la glucosa para formar glucosa 6-fosfato es una reacción que produce energía. Parte de la energía liberada desde el ATP se conserva en el enlace químico del fosfato con la molécula de azúcar. Esta reacción está catalizada por un enzima específico (hexoquinasa) y cada una de las reacciones que siguen es catalizada de forma similar por diferentes enzimas específicos.

Paso 2 En este paso la molécula se reordena, gracias, de nuevo, a la ayuda de un enzima particular. El anillo de seis carbonos característico de la glucosa se convierte en un anillo de cinco carbonos, correspondiente a la fructosa. Como muestra la figura 3-2, la glucosa y la fructosa tienen el mismo número de átomos ($C_6H_{12}O_6$) por lo que difieren tan sólo en la disposición de sus átomos. Esta reacción puede ocurrir en ambos sentidos, pero se ve arrastrada hacia adelante por la acumulación de glucosa 6-fosfato procedente del paso 1 y por la desaparición de fructosa 6-fosfato al entrar en el paso 3.

Paso 3 Este paso, similar al paso 1, resulta de la fijación de un fosfato al primer carbono de la molécula de fructosa, formándose la fructosa 1,6-bifosfato, que es la fructosa con grupos fosfato en las posiciones 1 y 6. La conversión de la molécula de glucosa al compuesto rico en energía que es la fructosa 1,6-bifosfato tiene lugar a expensas de dos moléculas de ATP. En consecuencia, no se ha recuperado energía, sino que la producción final deberá compensar esta inversión inicial.

Paso 4 Este es el paso fundamental de la glucólisis. La molécula se escinde en dos moléculas interconvertibles de tres carbonos: el gliceraldehído 3-fosfato y la dihidroxiacetona fosfato. Sin embargo, el gliceraldehído 3-fosfato se utiliza en las reacciones siguientes y, en consecuencia, prácticamente toda la dihidroxiacetona fosfato se convierte en gliceraldehído 3-fosfato. Por lo tanto, todos los pasos siguientes deben considerarse por duplicado en el balance total realizado a partir de una molécula de glucosa. Con el paso 4 concluyen las reacciones preparatorias que requieren un aporte de energía.

Paso 5 A continuación, la molécula de gliceraldehído 3-fosfato se oxida (es decir, pierde átomos de hidrógeno con sus electrones) y el NAD se convierte en $NADH_2$. Esta es la primera reacción por la cual las células obtienen energía. La energía procedente de esta reacción de oxidación se utiliza también para incorporar un grupo fosfato a lo que ahora es la posición 1 de cada una de las moléculas de gliceraldehído (la designación P, indica un fosfato inorgánico disponible en forma ionizada en el citoplasma.) Observemos que se ha formado un enlace rico en energía (~).



Paso 7 El grupo fosfato restante se transfiere del carbono 3 al carbono 2.

Paso 8 En este paso se elimina una molécula de agua del compuesto de tres carbonos y, como consecuencia de esta reordenación interna, se forma un enlace fosfato de alta energía.

Paso 9 El grupo fosfato se transfiere a una molécula de ADP y se forma otra molécula de ATP (de nuevo, se forman dos moléculas de ATP por molécula de glucosa). Esta también es una reacción muy exergónica y, en consecuencia, todo el proceso se acelera hacia su conclusión.

Resumen de la glucólisis

La secuencia completa de la glucólisis comienza con una molécula de glucosa (Figura 6-4). Se incorpora energía en los pasos 1 y 3 por transferencia de un grupo fosfato procedente de una molécula de ATP (una en cada paso) a la molécula de azúcar. La molécula de seis carbonos se escinde en el paso 4, y a partir de este momento el proceso produce energía. En el paso 5, dos moléculas de NAD, en su conversión a dos moléculas de $NADH_2$, almacenan parte de la energía procedente de la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato. Tanto en el paso 6 como en el 9, dos moléculas de ADP incorporan energía del sistema, mediante la formación de enlaces fosfato, y son fosforiladas para formar dos moléculas de ATP. (La fosforilación que tiene lugar durante la glucólisis se denomina *fosforilación del sustrato*).

La glucólisis (desde glucosa a piruvato) se puede resumir con la siguiente ecuación global:

$$\underset{\text{GLUCOSA}}{C_6H_{12}O_6} + 2NAD + 2ADP + 2Pi \rightarrow \underset{\text{PIRUVATO}}{2C_3H_4O_3} + 2NADH_2 + 2ATP$$

En consecuencia, una molécula de glucosa da lugar a dos moléculas de piruvato. El balance final (la energía obtenida) consta de dos moléculas de ATP y dos moléculas de $NADH_2$. La dos moléculas de piruvato tienen un contenido energético total de aproximadamente 546 kcal, que corresponde a una gran parte de las 686 kcal almacenadas en la molécula original de glucosa.

Obsérvese que la glucólisis es una reacción interna de oxidación-reducción. Si comparamos el sustrato original de la reacción (glucosa) con las moléculas producto (piruvato) vemos que los $-C_3$ (grupos metilo) del piruvato proceden del primero y del último carbono de la molécula de glucosa y están más reducidos en el piruvato que en la glucosa. Por su parte, el –COOH (grupo carboxilo) del piruvato procede de los dos carbonos intermedios de la glucosa, y estas moléculas de

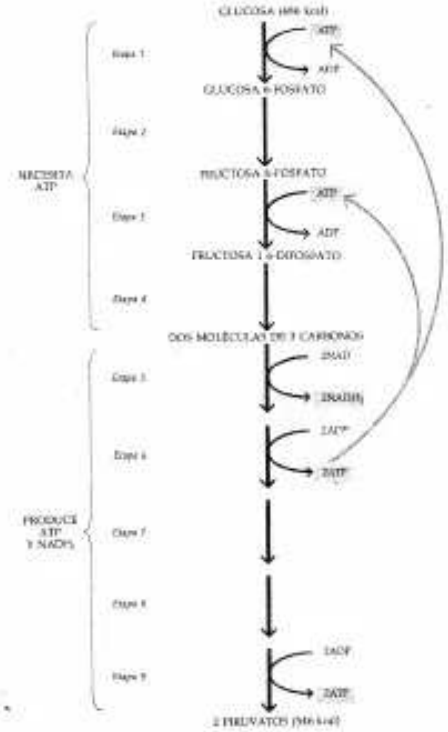
6-4
Resumen de la glucólisis. La energía producida está representada por dos moléculas de ATP y dos moléculas de $NADH_2$. La mayor parte de la energía

factor ambiental que opera sobre la elección de la vía a seguir es la disponibilidad de oxígeno.

En presencia de oxígeno, el piruvato se oxida completamente a dióxido de carbono, por lo que en este

de cuatro carbonos (oxalacetato) para producir otro de seis carbonos (citrato). En el curso de este ciclo, dos de los seis carbonos se oxidan a CO_2 y se regenera oxalacetato; por lo tanto, esta secuencia es un ciclo en

almacenada en la molécula inicial de glucosa se encuentra en las dos moléculas de piruvato.



carbono están más oxidadas que los carbonos de la molécula de glucosa, de los cuales provienen.

VÍA AEROBIA

El piruvato es un compuesto intermedio clave en el metabolismo energético de la célula, y puede ser utilizado en varias vías metabólicas. Hacia cuál de ellas será dirigido dependerá en parte de las condiciones en las que el metabolismo tiene lugar y, en parte, de la naturaleza del organismo de que se trate. El principal caso la glucólisis no es más que la fase inicial de la respiración. Esta vía metabólica conduce a la oxidación completa de la glucosa y la producción de ATP que se consigue es muy superior a la obtenida en la glucólisis sola. Estas reacciones se desarrollan en dos fases, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones, que tienen lugar en el interior de las mitocondrias de las células eucarióticas (ver Figura 6-1).

Las mitocondrias están recubiertas por dos membranas, la interna se halla replegada hacia dentro formando crestas. El compartimiento encerrado por estas crestas es una densa solución de enzimas, coenzimas, agua, fosfatos y otras moléculas relacionadas con la respiración. En consecuencia, una mitocondria es como una fábrica química independiente. La membrana externa permite el paso libre hacia adentro o hacia afuera a la mayoría de moléculas pequeñas, pero la interna sólo permite el paso de ciertas moléculas, como piruvato o ATP, mientras que impide el paso a otras. Los enzimas del ciclo de Krebs se encuentran en solución en el compartimiento interno. Los enzimas y otros compuestos relacionados con la cadena de transporte de electrones están unidos a la superficie de las crestas.

El ciclo de Krebs

El ciclo de Krebs se llama así en honor de Sir Hans Krebs, que fue uno de los mayores responsables de su explicación. Krebs postuló esta vía metabólica en 1937 y más tarde recibió el Premio Nobel en reconocimiento a su brillante trabajo. El ciclo de Krebs también se denomina ciclo del ácido tricarboxílico (TCA), debido a que se inicia con la formación de un ácido orgánico (citrato) que tiene tres grupos carboxílicos.

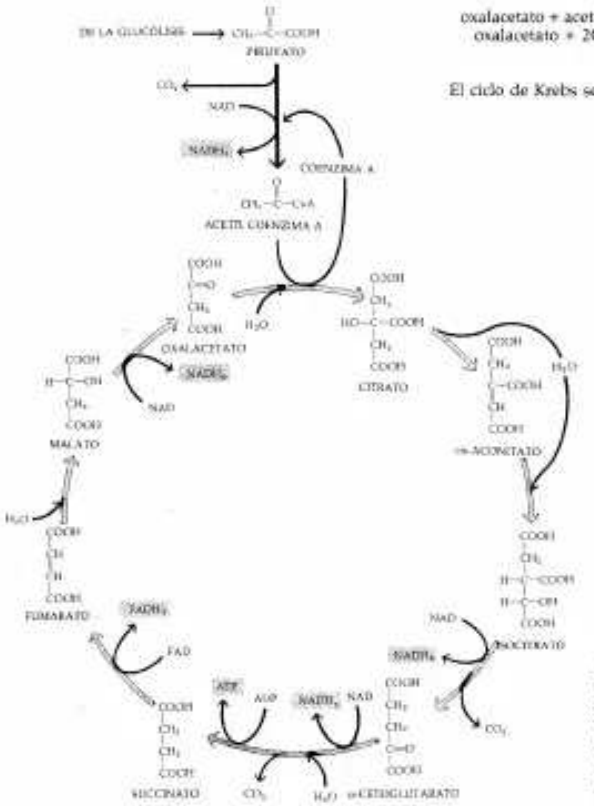
Antes de entrar en el ciclo de Krebs, el piruvato se oxida y descarboxila. En el curso de esta reacción exergónica se produce una molécula de $NADH_2$ a partir de NAD. Hasta este momento, la molécula original de glucosa se ha oxidado a dos grupos acetilo (CH_3CO); se han liberado dos moléculas de CO_2; y se han formado dos moléculas de $NADH_2$ a partir de NAD (Figura 6-5).

A continuación cada grupo acetilo se une temporalmente al coenzima A (CoA) (una molécula grande que en parte está formada por un nucleótido y ácido pantoténico; este último es una de las vitaminas del complejo B). La combinación del grupo acetilo y CoA recibe el nombre de acetil CoA (Figura 6-5).

Las grasas y los aminoácidos también pueden ser convertidos en acetil CoA y entrar en la secuencia respiratoria en este punto. Una molécula de grasa primeramente se hidroliza para dar glicerol y tres ácidos grasos. Entonces, empezando por el carboxilo terminal, se van separando sucesivamente grupos de dos carbonos del ácido graso. Así, una molécula como el ácido palmítico (ver Figura 3-9), que contiene 16 átomos de carbono, produce ocho moléculas de acetil-CoA.

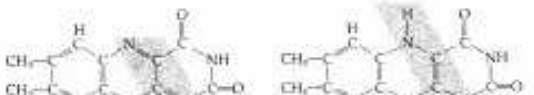
Al entrar en el ciclo de Krebs (Figura 6-6), el grupo acetilo de dos carbonos se combina con un compuesto

6-5
La molécula de 3 carbonos de piruvato se oxida y se descarboxila para formar el grupo acetil de dos carbonos, el cual se combina a continuación con el Coenzima A para formar acetil CoA. La oxidación de la molécula de piruvato está acoplada con la producción de $NADH_2$ a partir del NAD. El acetil CoA es la molécula necesaria para poder entrar en el ciclo de Krebs.



6-6
En el curso del ciclo de Krebs los carbonos que aportan el grupo acetil se oxidan a dióxido de carbono, y los átomos de hidrógeno pasan a los transportadores de electrones. Al igual que en la glucólisis, existe un enzima para cada paso.

6-7
El flavín adenín dinucleótido, un aceptor de electrones, en su forma oxidada (FAD) y en su forma reducida ($FADH_2$). La riboflavina es una

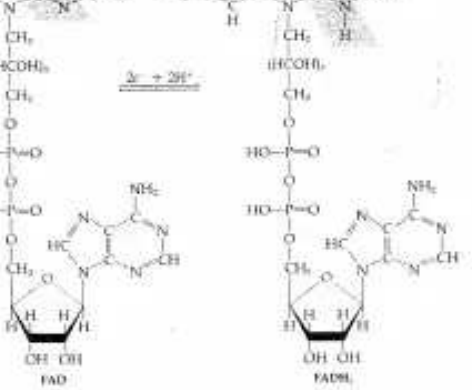


6-9
Los citocromos son moléculas en las cuales un átomo de hierro está ligado a un anillo nitrogenado (porfirínico). El anillo porfirínico con su átomo de

6-10
Las proteínas ferrosulfuradas contienen enlaces de hierro y azufre. Las proteínas ferrosulfuradas vegetales, tal y como muestra la figura, contienen un

vitamina (vitamina B_2) sintetizada por todas las plantas y por muchos microorganismos. Es un pigmento que en su forma oxidada presenta un color amarillo brillante.

Existe un aceptor de electrones, el flavín mononucleótido (FMN), constituido por la riboflavina y por el primer grupo fosfato que se muestra en la figura. El FMN recibe los electrones del NADH en la cadena de transporte electrónico.



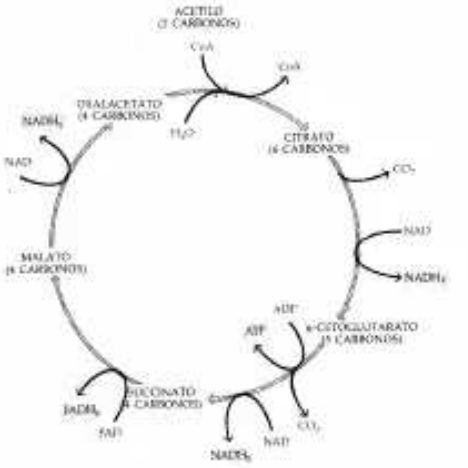
La cadena de transporte de electrones

La molécula de glucosa se halla ahora completamente oxidada. Parte de su energía ha sido utilizada para producir ATP a partir de ADP. La mayor parte de ella, sin embargo, permanece aún en los electrones arrancados a los átomos de carbono cuando se oxidaron. Estos electrones han pasado a los transportadores de electrones NAD y FAD y se encuentran en un nivel energético alto. A lo largo de la cadena de transporte electrónico estos electrones pasan "cuesta abajo" al oxígeno, y la energía liberada se utiliza para formar ATP a partir de ADP. Este proceso se conoce con el nombre de *fosforilación oxidativa*.

Los transportadores de electrones de la cadena de transporte electrónico de las mitocondrias difieren del NAD y del FAD en su estructura química. Algunos de ellos pertenecen a una clase de compuestos denominados citocromos: moléculas de proteína con un anillo porfirínico con hierro, o grupo hemo (Figura 6-9). Cada citocromo difiere en su cadena proteínica y en el nivel energético en el que mantiene a los electrones. Los citocromos tan sólo transportan un electrón, sin el correspondiente protón.

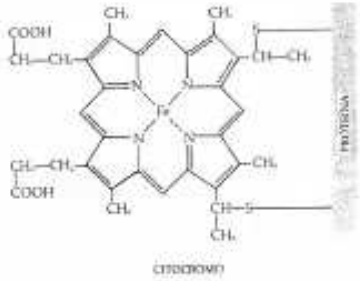
Otros compuestos de la cadena de transporte electrónico son proteínas ferrosulfuradas sin el grupo hemo. El hierro de estas proteínas no está unido a un anillo porfirínico, sino a los azufres de las cisteínas de la cadena proteica (Figura 6-10). Al igual que los citocromos, estas proteínas transportan un electrón, pero no un protón.

Un tercer componente importante de la cadena de transporte electrónico son las moléculas de quinonas (Figura 6-11). Las quinonas son los compuestos más

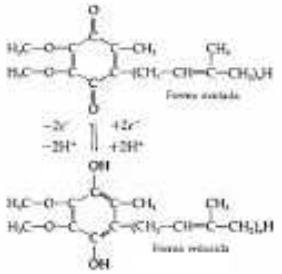


6-8
Resumen del ciclo de Krebs. La energía obtenida a partir de cada grupo acetilo que pasa por el ciclo queda fijada en una molécula de ATP, tres moléculas de $NADH_2$ y una molécula de $FADH_2$.

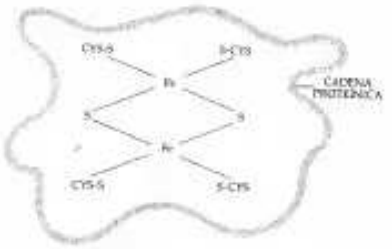
hierro recibe el nombre de hemo. Los citocromos intervienen en la transferencia de electrones. El hierro se combina con los electrones, de forma que cada átomo de hierro al aceptar un electrón se reduce de Fe^{3+} a Fe^{2+}.



6-11
El Coenzima Q, una quinona liposoluble, en sus formas oxidada y reducida. Los grupos sombreados son los que intervienen en el transporte de átomos de H.



centro con dos hierros y dos azufres.



abundantes de la cadena. A diferencia de los citocromos y de las proteínas ferrosulfuradas, las quinonas transportan el equivalente a un átomo de hidrógeno. Alternando de forma adecuada los transportadores capaces o no de transportar protones junto a los electrones, es posible trasladar protones a través de la membrana. Por ejemplo, cada vez que una molécula de quinona acepta un electrón de un citocromo, también capta un protón del medio circundante. Cuando la quinona cede este electrón al siguiente transportador, es decir a un citocromo, el protón es de nuevo liberado al medio. Si los transportadores de electrones están situados en la membrana de forma que los protones son captados en un lado de la membrana y cedidos al otro, se crea un gradiente de protones. La mayoría de estas moléculas de quinonas no están unidas a proteínas y se cree que son capaces de moverse a través de la membrana.

En la cima de la cadena de transporte electrónico están los electrones sostenidos por el $NADH_2$ y el $FADH_2$. El producto del ciclo de Krebs era de dos moléculas de $FADH_2$ y seis de $NADH_2$. La oxidación de piruvato a acetil CoA producía dos moléculas de $NADH_2$. Recordemos que otras dos moléculas adicionales de $NADH_2$ se producían en la glucólisis: en presencia de oxígeno, estas moléculas de $NADH_2$ son transportadas al interior de la mitocondria donde son transferidas al aceptor de electrones flavín mononucleótido (de forma abreviada, FMN, ver Figura 6-7), y a partir de este momento quedan incluidas en la cadena.

Conforme los electrones fluyen a través de la cadena desde un nivel alto de energía a otro más bajo, la cadena aprovecha la energía liberada para convertir ADP en ATP (Figura 6-12). Al final de la cadena los electrones son aceptados por el oxígeno, que se combina con los protones (iones hidrógeno) para producir agua. Cada vez que un par de electrones pasa del $NADH_2$ al oxígeno se forman tres moléculas de ATP. Cada vez que un par de electrones descienden desde el $FADH_2$, el cual mantiene los electrones en un nivel

energético algo más bajo que el $NADH_2$, se forman dos moléculas de ATP.

El mecanismo de la fosforilación oxidativa:

complejo enzimático llamado *ATP sintetasa*. Este complejo enzimático consta de dos componentes, o factores, principales: el F_o y el F_1 (Figura 6-13a). El F_o está embebido en la membrana interna mitocondrial, atra-

6-13
(a) *Diagrama del complejo ATP sintetasa. La porción F_o está embebida en la membrana interna y se extiende a través de ella; el componente F_1, que*

acoplamiento quimiosmótico

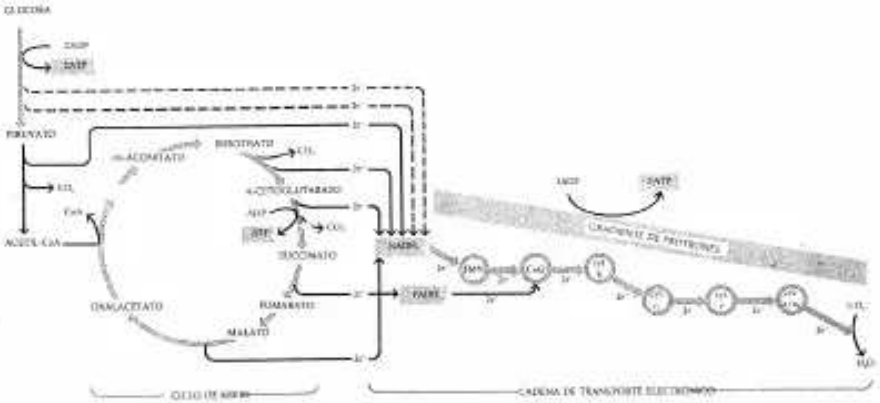
La hipótesis del acoplamiento quimiosmótico fue propuesta por primera vez en la década de los 60 por el bioquímico británico Peter Mitchell (Nobel de Química en 1978). La hipótesis propone que la fosforilación oxidativa se debe al gradiente de protones (diferencia de concentración de H^+ a través de una membrana) producido entre las dos caras de la membrana mitocondrial interna durante el transporte de electrones. De acuerdo con esta ingeniosa idea, los protones son bombeados desde la matriz mitocondrial al compartimiento externo de la mitocondria mientras que los electrones procedentes del $NADH_2$ pasan a través de la cadena de transporte electrónico, que forma parte de la membrana mitocondrial. Cada par de electrones atraviesa la membrana tres veces, a medida que pasa de un transportador de electrones al siguiente (y finalmente al oxígeno). Esto provoca un gradiente electroquímico de H^+ a través de la membrana que impulsa el regreso de los protones a la matriz a través de conductos de difusión que se localizan en ciertas protuberancias que sobresalen en el lado de la matriz.

Ahora se sabe que el conducto a través del cual los protones fluyen hacia la matriz está posibilitado por un vesícula de fuera a adentro. El F_1, una gran estructura globular formada por nueve subunidades polipeptídicas, está unido al F_0 en el lado de la membrana que da a la matriz. Los factores F_1 se visualiza al microscopio electrónico como unas protuberancias (Figura 6-13b). El F_1 por sí solo no puede formar ni ATP ni ADP ni fosfato en su forma aislada, pero sí puede hidrolizar ATP en ADP y fosfato, es decir, funcionar como una ATPasa. Su función normal cuando está unido al factor F_0 en la mitocondria intacta es, sin embargo, la contraria. Cuando los protones fluyen a través del gradiente electroquímico desde fuera hacia adentro de la matriz, pasando a través del factor F_0 y a continuación por el F_1, la energía que se libera posibilita la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato.

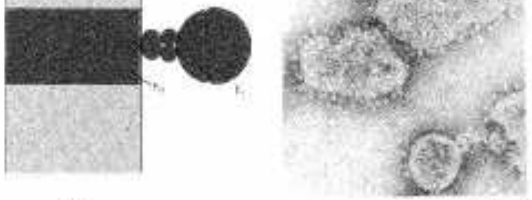
La figura 6-14 resume el mecanismo del acoplamiento quimiosmótico tal y como ocurre en la fosforilación oxidativa.

Control de la fosforilación oxidativa

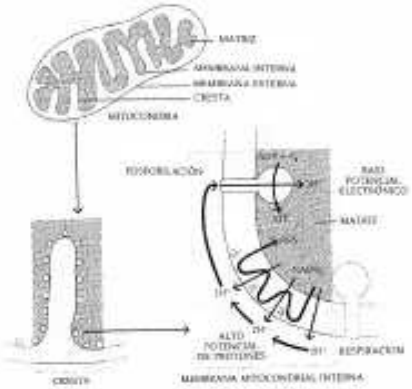
Los electrones sólo siguen fluyendo a través de la cadena de transporte electrónico si hay ADP disponible para su conversión en ATP. Por lo tanto, la fosforilación oxidativa está regulada por la "ley de la oferta y



6-12
Resumen de la respiración. En primer lugar, la glucosa se degrada para formar piruvato, lo que representa una producción de dos moléculas de ATP y la reducción (flechas discontinuas) de dos moléculas de NAD. El piruvato se oxida a acetil-CoA y se reduce una molécula de NAD (obsérvese que ésta y las siguientes reacciones se producen dos veces por cada molécula de glucosa; la transferencia de electrones está representada por flechas continuas). En el ciclo de Krebs, el grupo acetilo se oxida y los aceptores de electrones, NAD y FAD, se reducen. El $NADH_2$ y el $FADH_2$ transfieren entonces sus electrones a la cadena de transporte electrónico, que está constituida principalmente por una serie de citocromos. Conforme estos citocromos van haciendo descender los electrones, la energía liberada se utiliza para formar ATP a partir de ADP, como se muestra en la figura 6-14. La cadena de transporte electrónico se ilustra aquí de forma abreviada.



está formado por nueve subunidades, penetra en el interior de la matriz mitocondrial. (b) En esta microfotografía electrónica, las protuberancias que sobresalen de la membrana de estas vesículas corresponden a las porciones F_1 de los complejos ATP sintetasa.



6-14
De acuerdo con la hipótesis del acoplamiento quimiosmótico, los protones son bombeados fuera de la matriz mitocondrial a medida que los electrones descienden por la cadena de transporte electrónico, que forma parte de la membrana interna de la mitocondria. El movimiento de los protones a lo largo del gradiente electroquímico cuando atraviesan el complejo ATP sintetasa proporciona la energía para la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato. El número exacto de protones bombeados fuera de la matriz por cada par de electrones que desciende por la cadena está aún por ser determinado, así como el número de protones que debe atravesar la ATP sintetasa para que se forme cada molécula de ATP.

la demanda." Cuando las necesidades energéticas de la célula disminuyen se utilizan menos moléculas de ATP, en consecuencia hay también menos moléculas de ADP disponibles, y el flujo de electrones disminuye.

Producción global de energía

Estamos ahora en situación de ver cuánta de la energía originalmente presente en la molécula de glucosa ha sido reconvertida en forma de ATP. El "balance final" de la producción de ATP que se muestra en la Tabla 6-1 puede ayudar a seguir mejor la discusión que viene a continuación.

La glucólisis en presencia de oxígeno produce 2 moléculas de ATP directamente, más dos moléculas de $NADH_2$ (a partir de las cuales se forman otras seis moléculas de ATP). El total obtenido, sin embargo, no es de 8 ATP, como se podría calcular a primera vista, sino de tan sólo 6 ATP. Existe un coste de 2 ATP en el transporte de los electrones de las 2 moléculas de $NADH_2$ a través de las membranas mitocondriales.

La conversión de piruvato a acetil-CoA da 2 moléculas de $NADH_2$ (dentro de la mitocondria) por cada molécula de glucosa, y por lo tanto produce 6 moléculas de ATP.

El ciclo de Krebs proporciona, por cada molécula de glucosa, 2 moléculas de ATP, 6 moléculas de $NADH_2$ y 2 moléculas de $FADH_2$, lo que representa un total de 24 moléculas de ATP.

Tabla 6-1 *Producción de energía a partir de una molécula de glucosa*

Glucólisis	2 $NADH_2$	2 ATP 4 ATP	6 ATP
Piruvato Acetil-CoA	1 $NADH_2$	3 ATP(×2) 1 ATP	6 ATP
Ciclo de Krebs	3 $NADH_2$ 1 $FADH_2$	9 ATP(×2) 2 ATP	24 ATP

Tal y como señala el balance final, la producción completa a partir de una molécula de glucosa, es de 36 moléculas de ATP. Todas estas moléculas, excepto 2, se han formado en reacciones que tienen lugar en el in-

BIOLUMINISCENCIA

En la mayoría de los organismos, la energía transferida al

6-16
El ciclo del glioxilato. En el ciclo de glioxilato se utilizan dos moléculas de acetil CoA para formar ácidos de cuatro carbonos. El ciclo del glioxilato es una utiliza dos enzimas: la isocitrato liasa, que disocia el isocitrato en ácido succínico (de cuatro carbonos) y glioxilato; y la malato sintetasa, que de acetil-CoA para generar otro ácido de cuatro carbonos, el malato. La serie de reacciones que catalizan estos dos enzimas se representan en color.

tenor de la mitocondria y, con la excepción de 4 de las 36, todas ellas proviene de la oxidación de $NADH_2$ o $FADH_2$ a lo largo de la cadena de transporte electrónico.

La diferencia total de la energía libre entre los sustratos (glucosa y oxígeno) y los productos (dióxido de carbono y agua) es de 686 kilocalorías. Aproximadamente un 39 por ciento de ésta, 263 kilocalorías (7,3 × 36), ha sido fijada en los enlaces de alta energía de las 36 moléculas de ATP (Figura 6-15).

OTRAS VÍAS IMPORTANTES PRODUCTORAS DE ENERGÍA

El ciclo del glioxilato

Muchas semillas almacenan grasas como energía de reserva y la utilizan en la germinación y en los estadios iniciales del desarrollo. Cuando las grasas se degradan para dar unidades de dos carbonos como el acetil CoA, éste actúa como una fuente de energía disponible. En el ciclo del glioxilato (Figura 6-16), que en realidad no es más que una modificación del ciclo de Krebs (Figura 6-6), el isocitrato se disocia para producir una molécula de succinato y una molécula de glioxilato. La molécula de succinato puede entrar entonces en el ciclo de Krebs, y la molécula de glioxilato se junta con otra molécula de acetil CoA para dar una molécula de malato. La molécula de malato puede entrar también en el ciclo de Krebs o puede convertirse en oxalacetato y completar así el ciclo del glioxilato. El ciclo del glioxilato se produce en los vegetales, en las levaduras y en algunas bacterias, pero no en los animales. En los vegetales esta vía tiene lugar en los microcuerpos llamados glioxisomas (ver página 24). Los glioxisomas son también el lugar donde se degradan los ácidos grasos. El ciclo del glioxilato se considera una vía anapleurótica; las vías anapleuróticas sirven para reponer los compuestos intermedios de otras vías. En este caso, el ciclo del glioxilato sirve para proporcionar ácidos de cuatro carbonos que reaprovisionan el ciclo de Krebs.

La vía de las pentosas fosfato

Los tejidos vegetales también tienen la capacidad de evitar la glucólisis (la vía glucolítica) y oxidar la glucosa mediante una vía denominada de las pentosas fosfato. Las características de esta vía son: (1) no se sintetiza ATP directamente; y (2) se sintetizan azúcares de cinco carbonos, como la ribosa, para ser utilizados en la formación de bases nucleotídicas para el DNA (ver página 57) y como cofactores de síntesis. Los enzimas de la vía de las pentosas fosfato usan el NADP como cofactor en lugar del NAD. El NADP tiene un fosfato extra unido a una de las ribosas y el $NADPH_2$ que se produce se utiliza en la biosíntesis y se oxida en las mitocondrias para producir ATP.

El NADP es similar al NAD (ver Figura 5-8, página 78) pero tiene un grupo fosfato adicional. Sus funciones biológicas son, sin embargo, claramente diferentes. El $NADH_2$ transfiere sus electrones a otros transportadores de electrones que siguen cediéndolos en pasos discretos hacia niveles electrónicos inferiores. A lo largo de esta transferencia de electrones se forman las moléculas de ATP. El $NADPH_2$ proporciona directamente energía a los procesos biosintéticos de la célula que requieren un gran aporte energético.

La vía de las pentosas fosfato elude las fases reguladoras de la vía glucolítica. Los tejidos de las plantas enfermas con frecuencia oxidan la glucosa por esta vía en lugar de hacerlo por la vía glucolítica.

VÍAS ANAEROBIAS

En las células eucarióticas (así como en la mayoría de las bacterias), el piruvato generalmente sigue la vía aerobia y se oxida completamente hasta dar dióxido de carbono y agua. Sin embargo, en ausencia de oxígeno, el piruvato no es el producto final de la glucólisis ya que el $NADH_2$ producido en la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato debe ser reoxidado a NAD. Sin esta reoxidación la glucólisis se detendría rápidamente, ya que la célula se quedaría sin NAD, es decir, sin aceptor de electrones. Estos procesos en ausencia de oxígeno, o anaerobios, pueden dar como resultado la formación de lactato en muchas bacterias, hongos, protistas y células animales; es la llamada *fermentación láctica*. Por ejemplo, el lactato se produce en las células musculares a consecuencia de intensos e inusuales esfuerzos, como cuando un atleta corre en una carrera. Los músculos acumulan lo que se llama un "déficit de oxígeno" produciendo lactato a partir de la glucosa. El lactato hace descender el pH de los músculos y reduce la capacidad de las fibras musculares para contraerse, produciendo la sensación de fatiga muscular. El lactato se difunde a la sangre y se transporta hasta el hígado donde es resintetizado a piruvato y luego a glucosa o glucógeno.

En las levaduras y en la mayoría de las células vegetales, en condiciones anaeróbias, el piruvato se degrada para formar etanol y dióxido de carbono. En estas condiciones, el $NADH_2$ se reoxida transfiriendo electrones (y protones) al piruvato. A este proceso le precede la liberación de dióxido de carbono (descarboxilación), por lo que el resultado total es la formación de etanol y dióxido de carbono en lugar de lactato (Figura 6-17). Puesto que el principal producto de esta glucólisis es el etanol, este proceso recibe el nombre de *fermentación alcohólica*.

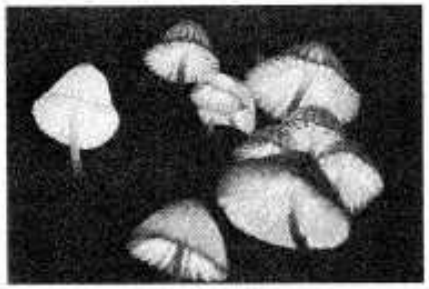
Las levaduras se encuentran en la piel de la uva formando como un vello. Cuando los jugos ricos en glucosa de la uva y otras frutas se extraen y almacenan en barriles herméticos, estas levaduras transforman el jugo de la fruta en vino al convertir la glucosa en etanol. Las levaduras, como todos los seres vivos, tienen una tolerancia al alcohol limitada y, cuando se alcanza una concentración crítica (aproximadamente el 12 por ciento), las células de la levadura detienen su actividad.

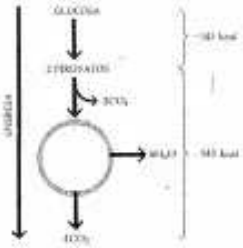
Termodinámicamente, las fermentaciones láctica y alcohólica son similares. En ambas, el $NADH_2$ se reoxida y la energía producida es sólo la de los 2 ATP formados durante la glucólisis. La ecuación completa para la fermentación de la glucosa puede escribirse de la siguiente manera:

modificación del ciclo de Krebs. Sólo

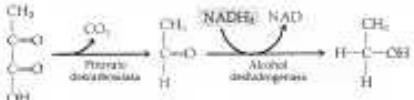
condensa el glioxilato con una molécula

ATP se utiliza en la actividad celular. En algunos, sin embargo, la energía química se reconvierte a veces en energía luminosa. La bioluminiscencia probablemente es un derivado accidental de los intercambios energéticos en la mayoría de los organismos luminiscentes, como el hongo *Mycena lux-coeli* mostrado en la figura y que ha sido fotografiado con su propia luz. En algunos organismos luminiscentes, como las luciérnagas, en las cuales los resplandores de la luz sirven como señales de apareamiento, la bioluminiscencia tiene una función útil.





6-15
Balance energético de la oxidación de la glucosa. La secuencia respiratoria completa representa un descenso energético de 686 kilocalorías. De ellas, aproximadamente el 39 por ciento (26 kilocalorías) se conservan en 36 moléculas de ATP. En contraste, en la respiración anaerobia sólo se producen dos moléculas de ATP, que representan tan sólo un 2 por ciento de la energía disponible en la glucosa.



C A P Í T U L O 7

PIRUVATO ACETALDEHÍDO ETANOL

(a)

(b)

6-17
(a) Pasos mediante los cuales el piruvato se convierte anaeróbiamente en etanol. En la primera fase, se libera dióxido de carbono. En la segunda, el $NADH_2$ se oxida y el acetaldehído se reduce. La mayor parte de la energía de la glucosa permanece en el alcohol, que es el principal producto final de la secuencia. Sin embargo, al regenerar el NAD, estas reacciones permiten que la glucólisis continúe con una pequeña, aunque en ocasiones vital, producción de ATP. (b) Consecuencias de la glucólisis anaeróbia. Las levaduras, que aire visibles sobre la uva en forma de un fieltro blanquecino se mezclan con el zumo cuando se prensan las uvas. Al almacenar la mezcla en condiciones anaeróbias, las levaduras degradan la glucosa del mosto produciendo alcohol. En las técnicas enológicas modernas se añaden cultivos puros de levaduras al zumo de la uva, relativamente estéril, en lugar de confiar únicamente en las levaduras que llevan los racimos.

$$\text{glucosa} + 2ADP + 2Pi \left| \begin{array}{l} 2 \text{ lactato } o \text{ bien} \\ 2 \text{ etanol} + 2CO_2 \end{array} \right| + 2ATP$$

Durante la fermentación alcohólica se libera aproximadamente el 7 por ciento del total de energía disponible en la molécula de glucosa (unas 52 kilocalorías), mientras que el 93 por ciento restante permanece en las dos moléculas de alcohol. Solamente 14,6 kilocalorías de las 52 liberadas en la fermentación se recogen y almacenan en las dos moléculas de ATP. Por lo tanto, en términos de producción de energía, la fermentación anaeróbia es relativamente poco eficiente.

RESUMEN

La respiración u oxidación completa de la glucosa, es la fuente principal de energía de la mayoría de las células. Al degradarse la molécula de glucosa a lo largo de toda una serie de pequeñas etapas enzimáticas, parte de la energía de la molécula se almacena en forma de enlaces de alta energía en las moléculas de ATP y el resto se pierde en forma de calor.

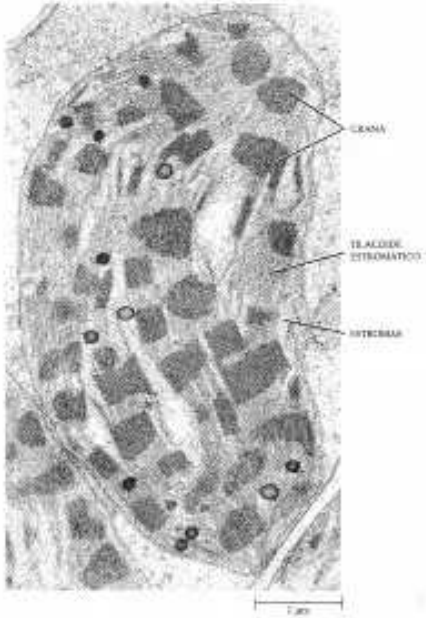
La primera fase de la degradación de la glucosa es la glucólisis, en la cual la molécula de glucosa, de seis carbonos, se disocia en dos moléculas de piruvato, de tres carbonos; así se forman dos nuevas moléculas de ATP y dos de $NADH_2$. Esta reacción tiene lugar en la matriz citoplasmática.

A lo largo de la respiración, las moléculas de tres carbonos de piruvato se degradan en el interior de las mitocondrias para formar grupos acetilo de dos carbonos, los cuales entran entonces en el ciclo de Krebs. En este ciclo el grupo acetilo se va degradando a lo largo de una serie de reacciones hasta dar al final dióxido de carbono. En la oxidación de cada uno de estos grupos acetilo se reducen cuatro aceptores de electrones (tres NAD y un FAD) y se forma otra molécula de ATP.

La fase final de la respiración es la cadena de transporte electrónico, en la cual intervienen toda una serie de transportadores de electrones y enzimas que se encuentran embebidos en las membranas internas de la mitocondria. A lo largo de esta secuencia de transportadores electrónicos, los electrones con alto nivel energético aceptados por el NAD durante la glucólisis y por el NAD y el FAD en el ciclo de Krebs van "descendiendo" hasta llegar al oxígeno. La gran cantidad de energía que se libera durante este descenso de los electrones a través de la cadena, permite el bombeo de protones (iones H^+) fuera de la matriz mitocondrial. Esto crea un gradiente electroquímico de H^+ a través de la membrana interna de la mitocondria. Cuando los protones regresan a la matriz a través del complejo ATP sintetasa, la energía que se libera se utiliza para formar ATP a partir de ADP y fosfato. En el curso de la degradación de la molécula de glucosa se obtienen 36 moléculas de ATP, la mayor parte de ellas en la mitocondria.

En ausencia de oxígeno el piruvato puede ser convertido o bien en lactato (en muchas bacterias, hongos y células animales) o bien en etanol y dióxido de carbono (en levaduras y en la mayoría de las células vegetales). Estos procesos anaeróbios (llamados fermentaciones) producen 2 ATP por cada molécula de glucosa (dos moléculas de piruvato).

Fotosíntesis



7-1
El cloroplasto es el lugar donde se realiza la fotosíntesis en los organismos eucariotas. Las reacciones que captan la energía de la luz se producen en los tilacoides, donde se hallan las clorofilas y otros pigmentos. En los cloroplastos los tilacoides se disponen típicamente en apilamientos llamados grana. En el estroma, la sustancia que rodea los tilacoides, tiene lugar la serie de reacciones mediante las cuales esta energía se transfiere a compuestos de carbono.

En el capítulo anterior se ha descrito la degradación de las moléculas de hidratos de carbono mediante la cual se produce la energía necesaria para los muchos tipos de actividades diferentes que tienen lugar en los sistemas vivos. En las páginas siguientes completaremos el cuadro describiendo la forma en que la energía procedente del sol, en forma de luz, es captada y convertida en energía química.

Este proceso –la fotosíntesis– es la ruta por la cual entra en la biosfera casi toda la energía. Cada año se producen mediante la fotosíntesis más de 150 000 millones de toneladas de azúcares en todo el mundo. La importancia de la fotosíntesis, sin embargo, va más allá del mero peso de este producto. Sin este flujo de energía, canalizado a través de los cloroplastos de las células eucarióticas (Figura 7-1), el ritmo de la vida sobre el planeta disminuiría rápidamente y entonces, siguiendo la inexorable segunda ley de la termodinámica, prácticamente acabaría por desaparecer.

HISTORIA RETROSPECTIVA DE LA FOTOSÍNTESIS

La importancia de la fotosíntesis en la economía de la naturaleza no ha sido reconocida hasta hace relativamente poco tiempo. Aristóteles y otros griegos, al observar que los procesos vitales de los animales dependían de los alimentos que ingestan, pensaron que las plantas obtenían su alimento del suelo.

Hace poco más de 300 años, en uno de los primeros experimentos biológicos diseñados con rigor que se conocen, el físico belga Jan Baptiste van Helmont (ca. 1577-1644) obtuvo la primera prueba experimental de que el suelo, por sí solo, no nutría a la planta. Van Helmont cultivó un pequeño sauce en un macetero, añadiéndole solamente agua. Después de cinco años, el sauce había aumentado su peso en 74,4 kilogramos, mientras que la tierra había disminuido el suyo en tan sólo 57 gramos. Basándose en este resultado, van Helmont concluyó, incorrectamente, que ¡toda la sustancia de la planta se había producido a partir del agua y no del suelo ni del aire!

Hacia finales del siglo dieciocho, el científico inglés Joseph Priestley (1733-1804) anunció que había "dado accidentalmente con un método para restaurar el aire que se había enrarecido por la combustión de bujías".

$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow{luz} (CH_2O) + H_2O + 2S$$

Este hallazgo fue poco trascendente y no atrajo mucha atención hasta que van Niel hizo una extrapola-

do se aumentaba la luz y la temperatura, la tasa de fotosíntesis se aceleraba en gran medida (Figura 7-4b). Parecía ser que ambos tipos de reacciones eran necesarios en la fotosíntesis. Al aumentar la velocidad de sólo

El 17 de agosto de 1771, Priestley "puso una rama (viva) de menta en una cámara de aire en la cual una vela de cera había ardido hasta consumirse y descubrió que el 27 del mismo mes, otra vela podía arder en el mismo aire." El "restaurador que la naturaleza emplea para este propósito", señaló, "es la vegetación". Priestley amplió sus observaciones y pronto demostró que el aire "restaurado" por la vegetación no era "en absoluto inconveniente para un ratón." Los experimentos de Priestley proporcionaron la primera explicación lógica para interpretar cómo el aire permanece "puro" y es capaz de soportar la vida a pesar de la combustión de infinidad de fuegos y de la respiración de muchos animales. En la imposición de una medalla que se le otorgó por su descubrimiento, la dedicatoria decía: "Gracias a estos descubrimientos estamos seguros de que ningún vegetal crece en vano... ya que limpia y purifica nuestra atmósfera." Actualmente explicaríamos los experimentos de Priestley diciendo simplemente que las plantas toman el CO_2 producido por combustión o exhalado por los animales, y que los animales inhalan el O_2 liberado por las plantas.

Posteriormente, el físico holandés Jan Ingenhousz (1730-1799) confirmó los trabajos de Priestley y demostró que el aire era restaurado sólo en presencia de luz solar y solamente por las partes verdes de las plantas. En 1796, Ingenhousz sugirió que el dióxido de carbono se disocia en la fotosíntesis para producir carbono y oxígeno, de forma que el oxígeno se libera en forma de gas. Posteriormente se encontró que la proporción de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en los azúcares y almidón era de un átomo de carbono por molécula de agua (CH_2O), tal y como la palabra "hidratos de carbono" indica. Por lo tanto, en la ecuación global de la fotosíntesis,

$$CO_2 + H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow (CH_2O) + O_2$$

se asumía generalmente que los hidratos de carbono procedían de la combinación de las moléculas de carbono y agua y que el oxígeno se liberaba de la molécula de dióxido de carbono. Esta razonable hipótesis era ampliamente aceptada; pero, en realidad, era bastante errónea.

El investigador que trastocó esta teoría mantenida durante tanto tiempo fue C. B. van Niel, de la Universidad de Standford. Van Niel, entonces un estudiante de posgrado, estaba investigando las actividades de las diferentes clases de bacterias fotosintéticas. En sus reacciones fotosintéticas, un grupo particular de dichas bacterias (conocida como bacterias purpúreas del azufre) reducen el carbono a hidratos de carbono pero no liberan oxígeno. Estas bacterias necesitan sulfuro de hidrógeno para su actividad fotosintética. En el curso de la fotosíntesis se acumulan gránulos de azufre en el interior de las células bacterianas (Figura 7-2). Van Nielsen encontró que en estas bacterias la reacción que tienen lugar durante la fotosíntesis es la siguiente:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{luz}} (CH_2O) + H_2O + 2A$$

En esta ecuación, H_2A representa ya sea el agua o cualquier otra sustancia oxidable, como el sulfuro de hidrógeno o el hidrógeno libre. En las algas y las plantas verdes, H_2A es agua (Figura 7-3). En resumen, van Niel propuso que el agua, y *no* el dióxido de carbono, era la sustancia que se disociaba en la fotosíntesis.

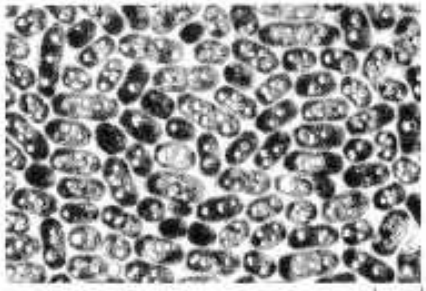
Esta brillante especulación, propuesta a principios de los años 30, fue comprobada años más tarde, cuando algunos investigadores utilizaron un isótopo pesado del oxígeno ($^{18}O_2$) como trazador y vieron que el oxígeno gaseoso procedía del oxígeno del agua:

$$CO_2 + 2H_2{}^{18}O \xrightarrow{\text{luz}} (CH_2O) + H_2O + {}^{18}O_2$$

Por lo tanto, en el caso de las algas y las plantas verdes, en las cuales el agua sirve como dador de electrones, la ecuación ajustada de la fotosíntesis es:

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow{\text{luz}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

Hace aproximadamente doscientos años, tal y como se ha comentado anteriormente, se descubrió que se necesitaba luz para que se produjera el proceso que actualmente llamamos fotosíntesis. Ahora sabemos que la fotosíntesis se produce en dos fases, una de las cuales



7-2
Bacterias purpúreas del azufre. En estas células, el sulfuro de hidrógeno desempeña el mismo papel que el agua en los procesos fotosintéticos de las plantas. El sulfuro de hidrógeno se disocia y el azufre liberado se acumula en glóbulos, visibles en el interior de estas células.

7-3
Las burbujas que se forman sobre las hojas de esta Elodea, *una planta que vive sumergida en charcas, son burbujas de oxígeno, uno de los productos de la fotosíntesis. Van Niel fue el primero en proponer que el oxígeno producido en la fotosíntesis procedía de la disociación del agua y no de la del dióxido de carbono.*

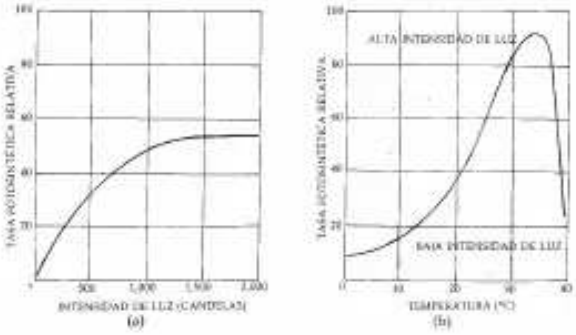
realmente necesita de la luz. La evidencia de estas dos fases fue presentada por primera vez en 1905 por el fisiólogo vegetal inglés F. F. Blackman, como resultado de los experimentos en que midió los efectos que producían, por separado y combinados, los cambios de intensidad de luz y de temperatura en la tasa de fotosíntesis.

Basándose en sus experimentos, Blackman obtuvo las siguientes conclusiones: (1) Existía una serie de reacciones dependientes de la luz pero que eran independientes de la temperatura. La velocidad de estas reacciones con luz débil a moderada podía ser acelerada con un aumento de la luz (Figura 7-4a), pero no se aceleraba con aumentos de la temperatura (Figura 7-4b). (2) Existía una segunda serie de reacciones que no dependían de la luz, sino de la temperatura. Cuando una de las series de reacciones aumentaba la velocidad de todo el proceso, pero sólo hasta el nivel en que la segunda serie de reacciones empezaba a frenar a la primera (es decir, la velocidad de la segunda serie pasaba a ser limitante). Después, era necesario aumentar la velocidad de la segunda serie de reacciones para que la primera no se viera dificultada.

Por lo tanto, la fotosíntesis mostraba tener una etapa dependiente de la luz, la "fase lumínica", y una etapa independiente de la luz, la "fase oscura". Es importante recordar que la fase oscura tiene lugar normalmente en presencia de luz, pero necesita los productos de la fase lumínica. La expresión "fase oscura" indica meramente que la luz no interviene directamente.

La fase oscura aumentaba su velocidad al aumentar la temperatura, pero sólo hasta aproximadamente los 30 °C, por encima de los cuales la tasa comenzaba a disminuir. A partir de esta evidencia se concluyó que estas reacciones estaban controladas por enzimas, ya que seguían el modelo de respuesta de los enzimas a la temperatura (ver Figura 5-9). Se ha comprobado que esta conclusión era correcta.

En la primera etapa de la fotosíntesis (la fase lumínica) se utiliza la energía luminosa para formar ATP a partir de ADP y para reducir moléculas transportadoras de electrones. En la segunda etapa de la fotosíntesis (la fase oscura) los productos energéticos de la primera etapa se utilizan para reducir el carbono procedente del dióxido de carbono a azúcares sencillos, lo cual implica convertir la energía química de las moléculas transportadoras en formas apropiadas para el transporte y almacenamiento y, al mismo tiempo, formar un esqueleto de carbono sobre el cual se puedan construir otras moléculas orgánicas. Esta conversión del CO_2 a compuestos orgánicos se conoce como *fijación de carbono*.



7-4
(a) *En condiciones de luz débil o moderada, al aumentar la intensidad de la luz se incrementa la tasa de fotosíntesis, pero a mayores intensidades, un aumento adicional de la intensidad de la luz no tiene efectos. Una curva como la que se ve en la figura indica que existe algún otro factor, denominado factor limitante de la tasa fotosintética, que está implicado en el proceso considerado. En la fotosíntesis, el factor limitante más frecuente es la concentración de* CO_2.
(b) *A baja intensidad de luz, un aumento en la temperatura no aumenta la tasa de fotosíntesis (curva inferior). Sin embargo, a alta intensidad de luz, un aumento de la temperatura tiene un importante efecto (curva superior). Basándose en estos datos, Blackman concluyó que la fotosíntesis comprendía reacciones dependientes e independientes de la luz.*

LAS REACCIONES LUMÍNICAS

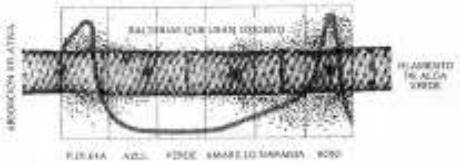
La función de los pigmentos

de su estructura molecular. La clorofila a (Figura 7-8) se halla en todos los eucariotas fotosintetizadores y en las cianobacterias, y se considera que es esencial para el tipo de fotosíntesis que llevan a cabo los organismos de

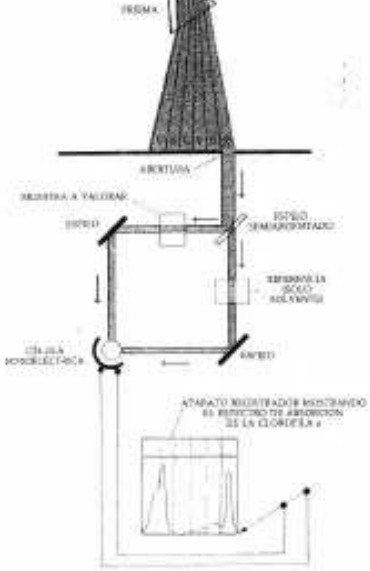
El primer paso de la conversión de la energía luminosa en energía química es la absorción de la luz. Un *pigmento* es cualquier sustancia que absorbe luz visible. Algunos pigmentos absorben todas las longitudes de onda y, por lo tanto, se ven negros. Otros absorben tan sólo ciertas longitudes de onda y transmiten o reflejan las longitudes de onda que no absorben. La clorofila, el pigmento que da el color verde a las hojas, absorbe principalmente las longitudes de onda que corresponden al violeta y al azul y también al rojo; al reflejar la luz verde, la vemos de dicho color. El intervalo de absorción de un pigmento constituye lo que se llama el *espectro de absorción* de dicha sustancia (Figura 7-5).

Una evidencia de que la clorofila es el principal pigmento implicado en la fotosíntesis la constituye la similitud entre su espectro de absorción y el espectro de acción de la fotosíntesis (Figura 7-6). Un *espectro de acción* define la efectividad relativa de las distintas longitudes de onda de la luz en los procesos que necesitan de la luz, como la fotosíntesis, la floración y el fototropismo (la direccionalidad de un organismo hacia la luz). La similitud entre el espectro de absorción de un pigmento y el espectro de acción de un proceso se considera una evidencia de que dicho pigmento particular es el responsable de tal proceso en concreto (Figura 7-7).

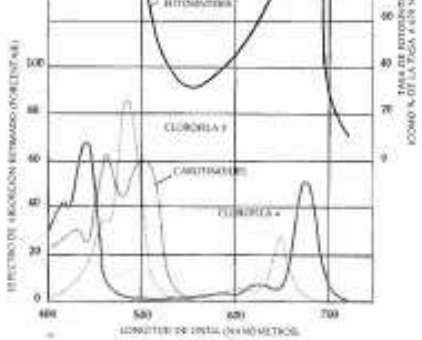
Cuando los pigmentos absorben luz, los electrones son lanzados a un nivel energético mayor, con tres



7-6
Resultados de un experimento realizado en 1882 por T. W. Englemann que revelan el espectro de acción de la fotosíntesis en una alga filamentosa. Al igual que los investigadores actuales, Englemann utilizó la tasa de producción de oxígeno para medir la tasa de fotosíntesis. Sin embargo, a diferencia de sus sucesores, carecía de instrumentos precisos para detectar el oxígeno. Eligió una bacteria que era atraída por el oxígeno como indicador del mismo. En lugar del espejo y el diafragma que normalmente se utilizan para iluminar los objetos desde abajo en el microscopio, él colocó un "aparato microespectral" que, como su nombre indica, produce un pequeñísimo espectro de colores que es proyectado sobre el portaobjetos. Seguidamente situó un filamento de células algales paralelo a la extensión de colores del espectro. Las bacterias indicadoras del oxígeno se congregaron principalmente en las áreas donde las longitudes de onda violeta y roja tocaban el filamento algal. Como se puede ver, el espectro de acción para la fotosíntesis que Englemann reveló en este experimento es paralelo al espectro de absorción de la clorofila. El concluyó que la fotosíntesis dependía de la luz absorbida por la clorofila. Este es un ejemplo del tipo de experimentos que los científicos califican como "elegantes", por cuanto no sólo fue brillante, sino también simple en el diseño y concluyente en sus resultados.



7-5
Espectro de absorción de la clorofila a medido con un espectrofotómetro. Este aparato dirige un haz de luz de cada longitud de onda hacia el objeto que es analizado y registra el porcentaje de luz de cada longitud de onda absorbido por la muestra de pigmento, comparándola con una muestra de referencia. Debido a que el espejo está ligeramente (la mitad) argentado, la mitad de la luz se refleja y la otra mitad se transmite. La célula fotoeléctrica está conectada con un aparato electrónico que registra el porcentaje de absorción de cada longitud de onda.



7-7
La curva superior muestra el espectro de acción de la fotosíntesis, y las curvas inferiores el espectro de absorción de la clorofila a, clorofila b y los carotinoides en el cloroplasto. El espectro de acción de la fotosíntesis indica que la clorofila a, la clorofila b y los carotinoides absorben la luz utilizada en la fotosíntesis.

posibles consecuencias: (1) la energía puede disiparse en forma de calor; (2) puede ser remitida de forma casi instantánea en forma de energía luminosa de mayor longitud de onda, produciendo el fenómeno denominado fluorescencia (cuando se remite en forma de luz después de un cierto tiempo se denomina fosforescencia); o (3) la energía puede quedar fijada en un enlace químico, como ocurre en la fotosíntesis.

Si aislamos moléculas de clorofila en un tubo de ensayo y permitimos que la luz incida sobre ellas, se produce fluorescencia. En otras palabras, los electrones son lanzados momentáneamente a un nivel energético más alto y a continuación caen de nuevo a uno inferior. Al caer a este nivel inferior, liberan una gran parte de esta energía en forma de luz. Nada de la luz absorbida por las moléculas de clorofila aisladas se convierte en forma alguna de energía útil para los sistemas vivos. La clorofila puede convertir la energía luminosa en energía química sólo cuando está asociada a ciertas proteínas y está inmersa en una membrana especializada (un tilacoide).

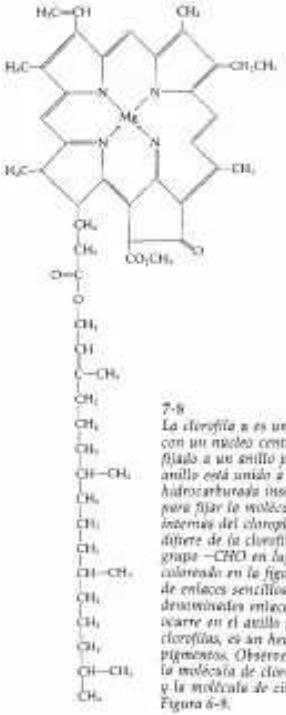
Pigmentos fotosintéticos

Los pigmentos que participan en las fotosíntesis incluyen a las clorofilas, los carotinoides y las ficobilinas.

Existen bastantes tipos distintos de clorofilas, las cuales difieren entre sí solamente en algunos detalles

Las plantas vasculares, los briófitos, las algas verdes y las algas euglenoides también poseen clorofila *b*. La clorofila *b* es un pigmento accesorio (un pigmento que sirve para ampliar el espectro de absorción de la luz en la fotosíntesis). Cuando una molécula de clorofila *b* absorbe luz, la molécula excitada transfiere esta energía a una molécula de clorofila *a*, que a su vez la transforma en energía química a lo largo del proceso fotosintético. Gracias a que la clorofila *b* absorbe luz de longitudes de onda diferentes de las que absorbe la clorofila *a* (ver Figura 7-7), se amplía el tipo de luz que puede ser utilizado por la fotosíntesis. En las hojas de las plantas verdes, la clorofila *b* constituye aproximadamente la cuarta parte del contenido total de clorofila.

La clorofila *c* ocupa el lugar de la clorofila *b* en algunos grupos de algas, especialmente en las algas pardas y las diatomeas. Las bacterias fotosintéticas (diferentes de las cianobacterias) no pueden extraer los



7-8
La clorofila a es una molécula grande con un núcleo central de magnesio fijado a un anillo porfírinico. Este anillo está unido a una larga cadena hidrocarburada insoluble, que sirve para fijar la molécula a las membranas internas del cloroplasto. La clorofila b difiere de la clorofila a en que tiene un grupo −CHO en lugar del grupo $-CH_3$, coloreado en la figura. La alternancia de enlaces sencillos y dobles, denominados enlaces conjugados, como ocurre en el anillo porfírinico de las clorofilas, es un hecho común en los pigmentos. Obsérvese la similitud entre la molécula de clorofila a mostrada aquí y la molécula de citocromo de la Figura 6-8.

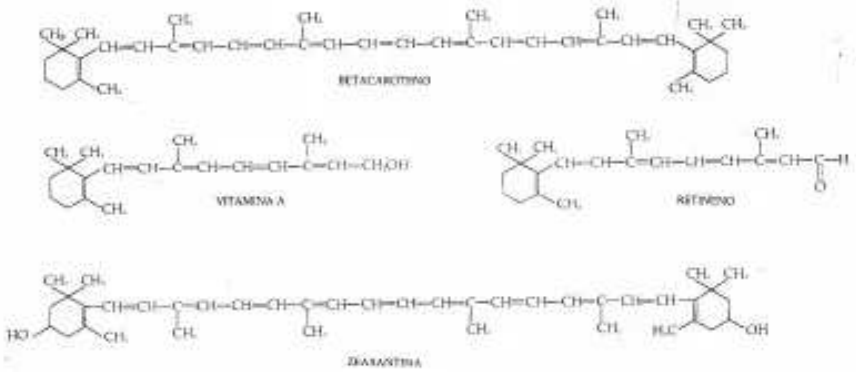
7-9
Carotinoides del mismo grupo. La escisión de la molécula de beta-caroteno en el punto indicado da lugar a dos moléculas de vitamina A. La oxidación de la vitamina A produce retineno, el pigmento implicado en la visión. En los carotinoides, los enlaces conjugados están localizados en las cadenas de carbono. La zeaxantina es el pigmento responsable del color amarillo de los granos de maíz.

fotosistemas (Figura 7-10). Cada fotosistema es un conjunto de unas 250 a 400 moléculas de pigmento.

Todos los pigmentos de un fotosistema son capaces de absorber *fotones* (partículas de energía luminosa; ver

(nm) el pico de absorción óptima. El centro de reacción del fotosistema II también contiene una forma especial de clorofila *a*, pero su pico de absorción óptima es de 680 nm y, consiguientemente, se denomina P_{680}.

En conjunto, los dos fotosistemas funcionan juntos



electrones del agua, y por lo tanto no producen oxígeno. Contienen bacterioclorofila (en las bacterias purpúreas) o clorofila de *clorobium* (en las bacterias del azufre). Las clorofilas *b* y *c* y los pigmentos fotosintéticos de las bacterias purpúreas y de las bacterias verdes del azufre son simples variaciones químicas de la estructura básica mostrada en la Figura 7-8.

Los *carotinoides* y las *ficobilinas* son otros dos tipos de pigmentos implicados en la captura de la energía luminosa. La energía absorbida por estos pigmentos accesorios debe ser transferida a la clorofila *a*; no pueden sustituir a la clorofila *a* en la fotosíntesis.

Los carotinoides son pigmentos liposolubles de color rojo, naranja o amarillo que se hallan en todos los cloroplastos y en las cianobacterias. Al igual que las clorofilas, los pigmentos carotinoides de los cloroplastos se hallan incluidos en las membranas tilacoides. Normalmente hay dos grupos de carotinoides: los *carotenos* y las *xantofilas* presentes en los cloroplastos (las xantofilas contienen oxígeno y los carotenos no). El betacaroteno que se halla en las plantas es la principal fuente de vitamina A que necesitan los seres humanos y otros animales (Figura 7-9). En las hojas verdes, el color de los carotinoides queda enmascarado por la mayor abundancia de clorofilas.

La tercera clase importante de pigmentos accesorios, las ficobilinas, se encuentran en las cianobacterias y en los cloroplastos de las algas rojas. A diferencia de los carotinoides, las ficobilinas son solubles en agua.

7-10
Superficie interna de un tilacoide, visualizada con la técnica de la criofractura. Se cree que las partículas incluidas dentro de la membrana son unidades estructurales de los fotosistemas implicados en las reacciones luminosas.

Los fotosistemas

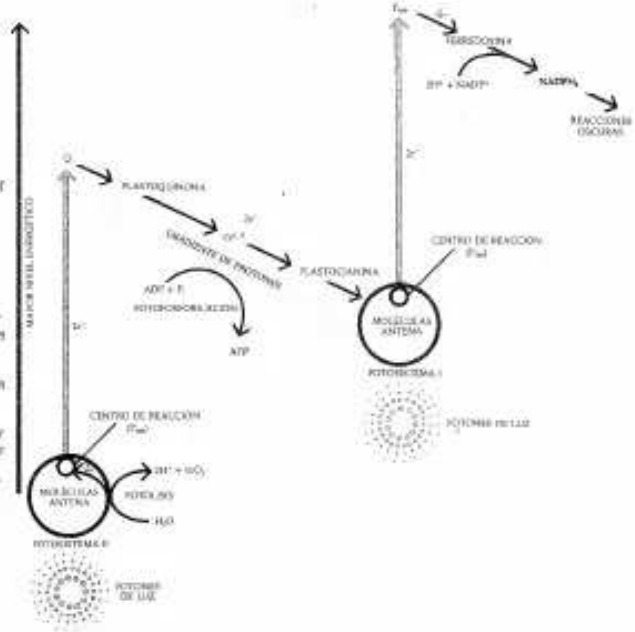
En el cloroplasto (Figura 7-1), las moléculas de clorofila y de otros pigmentos están incluidas en los tilacoides formando unidades discretas de organización llamadas

"Luz y vida", página 102), pero solamente una molécula de clorofila en cada fotosistema puede realmente utilizar la energía en la reacción fotoquímica. Esta molécula especial de clorofila se llama *centro de reacción* del fotosistema, y las otras moléculas de pigmento se denominan *pigmentos antena*, debido a que actúan como un entramado de antenas que captan la luz.

La energía luminosa absorbida por una molécula de pigmento en cualquier punto del entramado es transferida de una a otra molécula de pigmento hasta alcanzar el centro de reacción, que está constituido por una forma especial de clorofila *a*. Cuando esta molécula particular de clorofila absorbe la energía, uno de sus electrones es lanzado a un nivel energético superior y transferido a una molécula receptora para iniciar el flujo de electrones. Así la molécula de clorofila se oxida y queda cargada positivamente.

De acuerdo con las evidencias que poseemos en la actualidad, existen dos tipos diferentes de fotosistemas. En el fotosistema I, el centro de reacción es una forma de clorofila *a* denominada P_{700}. La letra "P" se refiere al pigmento y el subíndice "700" designa en nanómetros

7-11
Flujo de electrones no cíclico y fotofosforilación. Este esquema en zigzag (esquema en Z) muestra la ruta del flujo de electrones desde el agua (abajo a la izquierda) hasta el NADP (arriba a la derecha), así como el tipo de relaciones energéticas que se dan. Para alcanzar el nivel energético necesario para reducir el NADP a $NADPH_2$, los electrones procedentes del agua deben ser activados dos veces (líneas gruesas en color) por los fotones absorbidos en los fotosistemas I y II. Después de cada etapa de activación, los electrones de alta energía descienden por las rutas señaladas (líneas gruesas negras). La fosforilación del ADP para producir ATP está acoplada al flujo de electrones en la cadena de transporte electrónico que conecta el fotosistema II al fotosistema I (ver Figura 7-12). También se muestra aquí cómo la ferredoxina cede sus electrones para reducir el NADP a $NADPH_2$. La ferredoxina tiene varias funciones en el cloroplasto, como son la cesión de electrones a las enzimas implicados en la biosíntesis de aminoácidos y en la de ácidos grasos.



LUZ Y VIDA

Hace casi 300 años, el físico inglés Sir Isaac Newton,

desalojados es mayor, pero no la velocidad a la cual son

Dibujos pertenecientes a uno de los trabajos de Newton, mostrando lo que

(1642-1727) logró separar la luz en un espectro de colores visibles al hacerla pasar a través de un prisma. Con este experimento Newton demostró que la luz blanca está en realidad constituida por un cierto número de diferentes colores, que van desde el violeta, en un extremo del espectro, al rojo en el otro. Esta separación es posible gracias a que la luz de los diferentes colores se difracta con ángulos distintos al atravesar un prisma.

En el siglo diecinueve, gracias al genio del físico británico James Clerk Maxwell (1831-1879), se llegó a conocer que lo que nosotros experimentamos como luz es en realidad una pequeña parte de un vasto espectro continuo de radiación, el espectro electromagnético. Tal y como Maxwell demostró, todas las radiaciones incluidas en este espectro se desplazan en forma de ondas. Las longitudes de onda (es decir, las distancias entre un pico y el siguiente) varían desde las de los rayos X, que se miden en nanómetros, a las ondas de radio de baja frecuencia, que se miden en kilómetros. A menor longitud de onda, mayor es la energía. Dentro del espectro de la luz visible, la luz roja es la que tiene la mayor longitud de onda, y la violeta la menor. Otra característica común a estas radiaciones es que, en el vacío, se desplazan a la misma velocidad: 300 000 kilómetros por segundo.

Sin embargo, hacia 1900 se hizo evidente que la teoría ondulatoria de la luz no era adecuada. La observación clave, bastante simple, se había realizado en 1888, cuando se expone una placa de zinc a la luz ultravioleta, la placa adquiere una carga positiva. Pronto se dedujo que el metal se carga positivamente debido a que la energía de la radiación desalaja electrones, desplazándolos fuera de los átomos metálicos. A continuación se descubrió que este efecto fotoeléctrico, como se le denomina, puede ser inducido en todos los metales. Cada metal tiene una longitud de onda crítica para este efecto: la radiación (visible o invisible) debe tener esa cierta longitud de onda o una menor (con mayor energía) para que tenga lugar dicho efecto. (La hipótesis de que los electrones se hallan en orbitales atómicos con distintos niveles energéticos, tal y como la formulamos Sobr y otros físicos, se basa en estas observaciones.)

En algunos metales, como el sodio, el potasio y el selenio, la longitud de onda crítica se halla dentro del espectro de luz visible y, en consecuencia, la luz visible al incidir sobre el metal puede provocar el movimiento de un flujo de electrones (una corriente eléctrica). Las células fotoeléctricas que abren puertas en los supermercados y aeropuertos, los fotómetros, y las cámaras de televisión operan todos ellos según este principio de conversión de la energía luminosa en energía eléctrica.

¿Onda o partícula?

Ahora nos enfrentamos con este dilema. La teoría ondulatoria de la luz nos llevaría a predecir que a mayor intensidad de luz, mayor sería la fuerza con que los electrones son desplazados. Pero el hecho de que la luz pueda o no desalojar a los electrones depende de su longitud de onda, no de su intensidad. Un haz de luz débil de la longitud de onda crítica es efectivo, mientras que uno más potente (más intenso) de una longitud de onda mayor no lo es. Además, aumentando la intensidad de la luz a partir de un punto crítico, el número de electrones expulsados del metal. Para aumentar la velocidad se debe utilizar una luz de longitud de onda menor. Ni siquiera es necesario que la energía se acumule en el metal. Incluso con un débil haz con la longitud de onda crítica se puede emitir un electrón en el instante en que la luz incide en el metal.

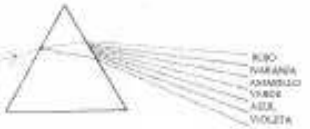
Para explicar dichos fenómenos, Albert Einstein propuso la teoría corpuscular de la luz en 1905. Según esta teoría, la luz está formada por partículas de energía llamadas fotones, o cuantos de luz. La energía de un fotón (un cuanto de luz) no es la misma para todos los tipos de luz pero es inversamente proporcional a la longitud de onda: a mayor longitud de onda, menor energía. Los fotones de la luz violeta, por ejemplo, tienen casi el doble de energía que los fotones de la luz roja, la luz visible de mayor longitud de onda.

La teoría ondulatoria de la luz permite a los físicos describir matemáticamente ciertos aspectos de su comportamiento, mientras que la teoría de los fotones permite otra serie de cálculos matemáticos y predicciones. Estos dos modelos en realidad no son considerados como contrapuestos, sino más bien como complementarios, en el sentido de que se necesita de ambos para describir de forma completa el fenómeno que conocemos como luz.

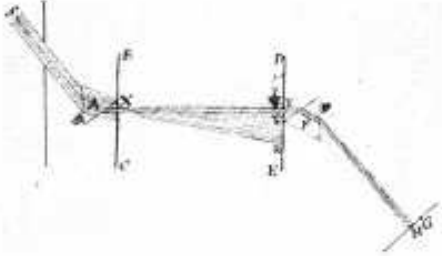
La coexistencia de estas dos teorías, además, ilustra determinada faceta del método científico. Si un científico define la luz como una onda y la mide como tal, la luz se comporta como una onda. De manera similar, si se la define como una partícula, se obtiene información de la misma como si fuera una partícula. Como dijo Einstein, "La teoría es lo que determina lo que podemos observar."

La adaptabilidad de la luz

Tal y como Maxwell demostró, la luz es solamente una diminuta banda de un espectro continuo. Desde el punto de vista físico, la diferencia entre la luz y la oscuridad, tan dramática para el ojo humano, es tan sólo de unos pocos nanómetros de longitud de onda. No hay diferencias cualitativas que separen límites en el espectro de la luz. ¿Por qué esta porción tan pequeña del espectro electromagnético es responsable de la visión, del fototropismo (la direccionalidad de un organismo hacia la luz), del fotoperiodo (los cambios estacionales que tienen lugar en un organismo con los cambios de duración del día y la noche), y también de la fotosíntesis, de la que depende toda la vida? ¿Es tan sólo una asombrosa coincidencia que



Cuando la luz blanca pasa a través de un prisma se difracta en un espectro de diferentes colores. Esta separación tiene lugar gracias a que cada color tiene una longitud de onda ligeramente diferente.



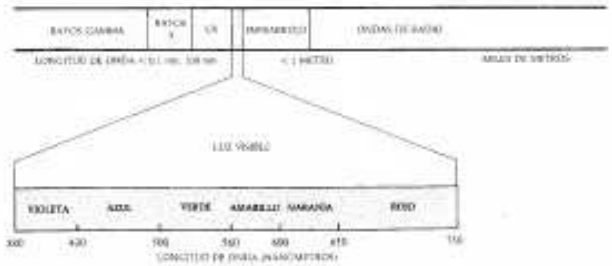
El considerado que era un "experimento crucial" en su estudio sobre la mezcla de colores en la "blanca". La luz solar entra en una habitación a oscuras desde la izquierda, produciendo un espectro de colores al pasar a través del primer prisma A. El agujero situado en la posición Y del tabique de la derecha permite que la luz de un solo color atraviese el segundo prisma E, con el resultado de que el haz de luz es desviado, pero sin producirse alteración del color. Newton demostró así que un prisma no altera la luz al formar un espectro, sino que únicamente "desvía" los diferentes colores con diferente inclinación.

todas estas actividades biológicas dependan de las mismas longitudes de onda?

George Wald, de la Universidad de Harvard, actualmente uno de los mejores expertos en el tema de la luz y la vida afirma que no es así. Opina que si existe vida en cualquier otro punto del universo, depende también del mismo fragmento del vasto espectro de radiación. Wald basa esta conjetura en dos puntos. En primer lugar, los seres vivos están constituidos por grandes y complicadas moléculas que presentan configuraciones específicas y todo un conjunto de interrelaciones entre ellas, fruto de los puentes de hidrógeno y de otros enlaces débiles. Las radiaciones de energía ligeramente superiores a la de la luz violeta pueden romper estos enlaces y en consecuencia desorganizar la estructura y función de las moléculas. La radiación con una longitud de onda inferior a los 200 nanómetros desplaza los electrones fuera de los átomos y forma iones; en consecuencia se le denomina radiación ionizante. La energía de la luz de longitudes de onda superiores a las de la banda visible es absorbida en gran medida por el agua, que constituye la mayor parte de la biomasa de los seres vivos. Cuando dicha luz alcanza a las moléculas orgánicas, su menor energía provoca un aumento de su movimiento (aumento de calor), pero no provoca cambios en su estructura. Tan sólo la radiación que está dentro del intervalo de la luz visible tiene la propiedad de excitar las moléculas, es decir, de elevar los electrones desde un nivel energético hasta otro, y producir por lo tanto cambios biológicos.

La segunda razón por la que la banda visible, por encima de todas las otras del espectro electromagnético, fue "escogida" por los seres vivos estriba en que esta banda es la que está más disponible. La mayor parte de la radiación que llega a la Tierra desde el sol está dentro de este intervalo. Las longitudes de onda de mayor energía son absorbidas por el oxígeno y el ozono de las capas altas de la atmósfera. Por otro lado, la mayor parte de la radiación infrarroja es absorbida por el vapor de agua y el dióxido de carbono antes de que alcance la superficie de la Tierra.

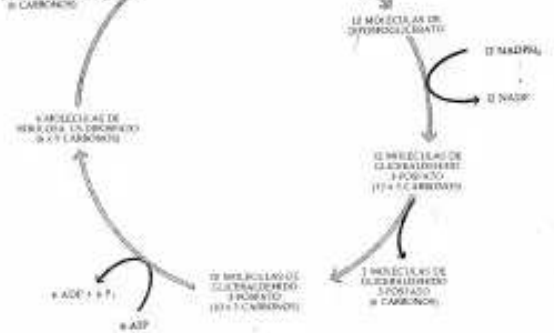
Este es un ejemplo de lo que ha sido calificado como la adaptabilidad del ambiente; la adaptación del medio ambiente a la vida, y la de la vida al mundo físico están exquisitamente interrelacionadas. Si no fuera así, la vida no podría existir.



7-16
Resumen del ciclo de Calvin. Por cada vuelta completa del ciclo, entra en el mismo una molécula de dióxido de carbono. En la figura se resumen los

7-17
Vía C_4 de fijación del dióxido de carbono. El dióxido de carbono se incorpora al fosfoenolpiruvato (PEP) mediante el enzima PEP carboxilasa.

vueltas, el número necesario para producir dos moléculas de gliceraldehído 3-fosfato. Seis moléculas de ribulosa-1,5-difosfato (RuBP), un compuesto de cinco carbonos, se combinan con seis moléculas de dióxido de carbono y producen doce moléculas de 3-fosfoglicerato, un compuesto de tres carbonos. Estas se convierten en doce moléculas de gliceraldehído 3-fosfato. Diez de estas moléculas de tres carbonos se combinan y vuelven a formar seis moléculas de cinco carbonos de RuBP. Las moléculas "extra" de gliceraldehído 3-fosfato representan la ganancia neta del ciclo de Calvin. La energía que "mueve" el ciclo de Calvin es el ATP y el $NADPH_2$ producidos en las reacciones luminosas.



de carbono entra en el ciclo y se fija a la RuBP. A continuación el compuesto resultante se disocia para formar dos moléculas de 3-fosfoglicerato, o PGA (Figura 7-15). (Cada molécula de PGA contiene tres átomos de carbono; de aquí que el ciclo de Calvin se designe como la ruta del C_3, es decir del carbono-3.)

La RuBP carboxilasa, el enzima que cataliza estas primeras reacciones cruciales, es bastante abundante en los cloroplastos, llegando a constituir más del 15 por ciento de las proteínas totales del cloroplasto. (Se dice que es la proteína más abundante en el mundo. ¿Podría el lector explicar por qué?) Este enzima se localiza en la superficie de las membranas tilacoides.

El ciclo completo se esquematiza en la Figura 7-16. Al igual que en el ciclo de Krebs, cada paso está regulado por un enzima específico. En cada vuelta completa entra en el ciclo una molécula de dióxido de carbono que se reduce y se regenera una molécula de RuBP. Se necesitan seis vueltas del ciclo, con la introducción de seis átomos de carbono, para producir una molécula de azúcar de seis carbonos, como la glucosa. En este caso la ecuación global es:

$$6CO_2 + 12NADPH_2 + 18ATP \rightarrow$$
$$1 \text{ glucosa} + 12NADP + 18ADP + 18P_i + 6H_2O$$

El producto inmediato del ciclo es el gliceraldehído 3-fosfato. Este mismo azúcar fosforilado se forma cuando la molécula de fructosa 1,6-bifosfato se escinde en el cuarto paso de la glucólisis (ver página 84). Estos mismos pasos pueden invertirse, utilizando la energía del enlace fosfato, para formar glucosa a partir de gliceraldehído 3-fosfato.

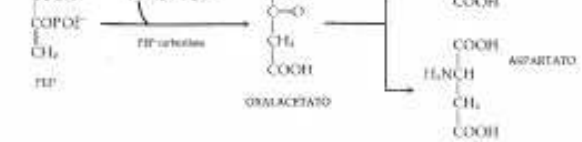
La vía fotosintética del carbono-4

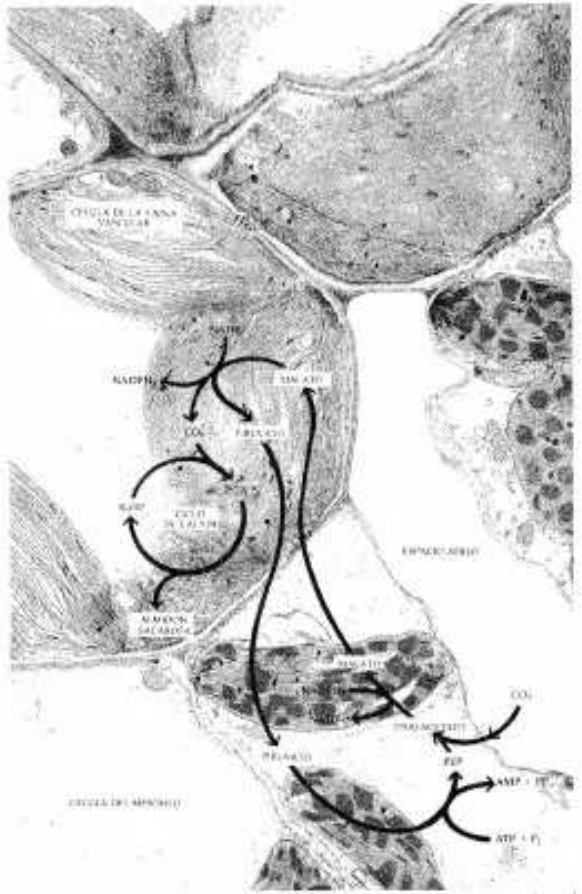
El ciclo de Calvin no es la única vía utilizada para la fijación de carbono en las reacciones oscuras. En algunas plantas, el primer producto de la fijación del CO_2 que se detecta no es la molécula de tres carbonos de PGA, como en el ciclo de Calvin, sino el oxalacetato que es un compuesto de cuatro carbonos (que también es un producto intermedio del ciclo de Krebs). Las plantas que emplean esta ruta se conocen comúnmente como C_4 (es decir, plantas carbono-4), para distinguirlas de las plantas C_3, las cuales sólo utilizan el ciclo de Calvin. (La ruta del C_4 también se denomina ruta de Hatch-Slack, haciendo referencia a los dos fisiólogos vegetales australianos que tuvieron un papel destacado en su elucidación.)

El oxalacetato se forma cuando el dióxido de carbono se fija a un compuesto denominado fosfoenolpiruvato (PEP). Esta reacción está catalizada por el enzima PEP carboxilasa (Figura 7-17). Seguidamente, el oxalacetato se reduce a malato o se convierte en el aminoácido aspartato tras la adición de un grupo amino. Estos pasos tienen lugar en las células del mesofilo. El paso siguiente es sorprendente: el malato (o aspartato, dependiendo de las especies) se traslada desde las células del mesofilo a las células de la vaina vascular, que rodean los haces vasculares de las hojas, donde se descarboxila y produce CO_2 y piruvato. El CO_2 entra a continuación en el ciclo de Calvin y reacciona con la RuBP para formar PGA y otros productos intermedios del ciclo, mientras que el piruvato vuelve a las células del mesofilo, donde reacciona con ATP para formar más moléculas de PEP (Figura 7-18). Por lo tanto, la anatomía de la planta determina una separación espacial entre la ruta C_4 y el ciclo de Calvin en las hojas de las plantas C_4.

Los dos enzimas primarios carboxilantes utilizan formas diferentes de la molécula de dióxido de carbono como sustrato. La RuBP carboxilasa usa el CO_2, el cual se halla presente en una concentración de aproximadamente 15-20 μM en las células que se hallan en equilibrio con el aire. Por su parte, la PEP carboxilasa utiliza

El oxalacetato resultante o bien es reducido a malato, o bien es convertido en aspartato mediante la adición de un grupo amino (–NH_2). Estos pasos se invertirán más tarde, liberando el dióxido de carbono que se utilizará en el ciclo de Calvin.





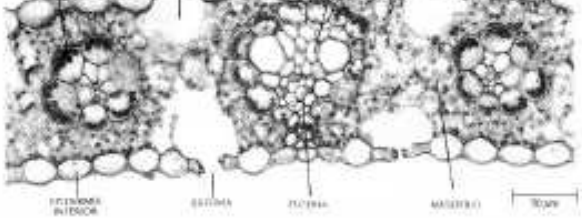
7-18
Vía de fijación del carbono en las plantas C_4. En primer lugar, el CO_2 se fijado en las células del mesofilo en forma de oxalacetato, el cual rápidamente se convierte en malato. El malato, a continuación, es transportado a las células de la vaina vascular, donde se libera el dióxido de carbono. Este CO_2 liberado entra entonces en el ciclo de Calvin, formando en última instancia almidón y sacarosa. El piruvato vuelve a las células del mesofilo para su regeneración a fosfoenolpiruvato (PEP). La hoja de la planta C_4 que se muestra en la figura corresponde a una planta de maíz (Zea mays).

7-19
Sección transversal de una porción de hoja de maíz (Zea mays). Como es típico en las plantas C_4, los haces conductores están rodeados por las

EL CICLO DEL CARBONO

Mediante la fotosíntesis, los sistemas vivos incorporan dióxido de carbono procedente de la atmósfera y forman

invertebrados, bacterias y hongos). En estos procesos



Las células de la vaina vascular, grandes y ricas en cloroplastos, las cuales, a su vez, están rodeadas por las células del mesófilo. La ruta C_4 tiene lugar en las células del mesófilo; el ciclo de Calvin ocurre en las células de la vaina vascular.

la forma hidratada del dióxido de carbono, HCO_3^-, como sustrato. A pH 8,0, el HCO_3^- está presente a una concentración de 15-20 µM en las células en equilibrio con el aire. La RuBP carboxilasa se encuentra en el cloroplasto, mientras que la PEP carboxilasa se localiza en la matriz citoplasmática.

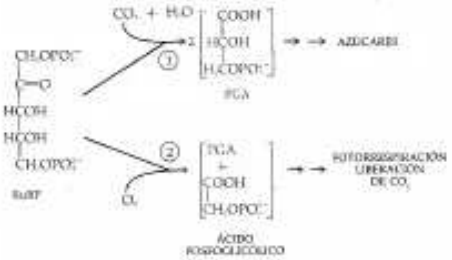
Típicamente, las hojas de las plantas C_4 se caracterizan por una disposición ordenada de las células del mesófilo alrededor de una capa de grandes células de la vaina vascular, de manera que en conjunto forman dos capas concéntricas en torno a los haces vasculares (Figura 7-19). Esta disposición en forma de corona ha sido denominada anatomía Kranz (Kranz es la palabra alemana que significa "corona"). En algunas plantas C_4 los cloroplastos de las células del mesófilo tienen grana bien desarrollados, mientras que los de las células de la vaina vascular tienen grana pobremente desarrollados, o carecen de ellos (Figura 7-18). Además, cuando se está efectuando la fotosíntesis, los cloroplastos de la vaina vascular generalmente forman acúmulos de almidón más grandes y numerosos que los cloroplastos del mesófilo.

Eficiencia de las plantas C_4

La fijación del CO_2 en las plantas C_4 tiene un mayor coste energético que en las plantas C_3. Por cada molécula de CO_2 fijado en la ruta C_4 debe regenerarse una molécula de PEP con un coste de dos grupos fosfato de alta energía, constituidos por el ATP. Las plantas C_4 necesitan en total cinco ATP para fijar una molécula de CO_2; las plantas C_3 sólo necesitan tres.

Uno podría preguntarse por qué las plantas C_4 han desarrollado un método aparentemente tan torpe y energéticamente costoso para proveerse del dióxido de carbono necesario para el ciclo de Calvin. La ruta del C_4 puede comprenderse mejor si se tiene en cuenta que en las plantas C_3 la fotosíntesis está siempre acompañada por *fotorrespiración*, un proceso que consume oxígeno y libera CO_2 en presencia de luz (Figura 7-20). La fotorrespiración es un proceso despilfarrador. A diferencia de la respiración mitocondrial, la fotorrespiración no está acompañada por una fosforilación oxidativa; por lo tanto, no se produce ATP. Además, la fotorrespiración utiliza parte del poder reductor generado en las reacciones luminosas para reducir el oxígeno en detrimento de la biosíntesis de glucosa. En condiciones atmosféricas normales, hasta un 50 por ciento del carbono fijado en la fotosíntesis por una planta C_3 puede ser reoxidado a CO_2 durante la fotorrespiración. A pesar de que la fotorrespiración es muy activa en las plantas C_3, limitando seriamente su eficiencia, este proceso es casi inexistente en las plantas C_4.

El sustrato que se oxida en mayor medida en la fotorrespiración de las plantas C_3 es el ácido glicólico. Este ácido se oxida en los peroxisomas (ver página 24) de las células fotosintéticas y se forma por la descomposición oxidativa de la RuBP por acción de la RuBP carboxilasa, el mismo enzima que fija CO_2 en PGA. ¿Cómo es esto posible?

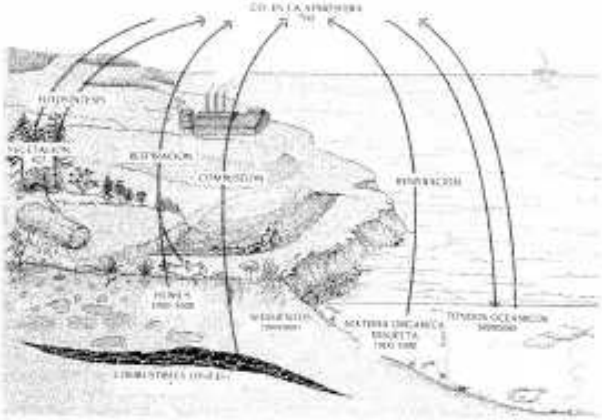


7-20
Reacciones catalizadas por la RuBP carboxilasa. La reacción 1 está favorecida por altas concentraciones de CO_2 y bajas concentraciones de oxígeno. Se ha sugerido que la reacción 2 tiene lugar en presencia de bajas concentraciones de CO_2 y altas concentraciones de oxígeno (condiciones atmosféricas normales).

compuestos orgánicos que contienen carbono. En la respiración, dichos compuestos se degradan para dar dióxido de carbono y agua. Estos procesos, vistos a escala mundial, constituyen el ciclo del carbono. Los principales fotosintetizadores en este ciclo son las plantas y el fitoplancton, las algas marinas y las cianobacterias. Todos ellos sintetizan hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua y liberan oxígeno a la atmósfera. Cada año se fijan aproximadamente 75 000 millones de toneladas métricas de carbono en compuestos orgánicos gracias a la fotosíntesis.

Parte de los hidratos de carbono son utilizados por los fotosintetizadores directamente. Las plantas liberan dióxido de carbono a través de sus raíces y hojas, y las algas marinas y las cianobacterias lo liberan en el agua, de forma que se establece un equilibrio con el dióxido de carbono del aire. En los mares hay "almacenadas" unos 500 000 millones de toneladas métricas de carbono en forma de dióxido de carbono disuelto, mientras que en la atmósfera esta cantidad es de unos 700 000 millones de toneladas métricas. Parte de los hidratos de carbono son utilizados por los animales que se alimentan de plantas vivas, de algas o de otros animales, liberando dióxido de carbono. Existe una gran cantidad de carbono en los cuerpos muertos de las plantas y de otros organismos, más el de las hojas y caparazones desprendidos, excrementos y otros materiales de desecho que caen al suelo o que se hunden en las profundidades de los océanos donde son consumidos por los descomponedores (pequeños

El ciclo del carbono. Las flechas indican el movimiento de los átomos de carbono. Todos los números son estimaciones del total de carbono almacenado, expresado en miles de millones de toneladas métricas. Se estima que el total de carbono liberado por respiración y combustión ha comenzado a superar al fijado por fotosíntesis.



La RuBP carboxilasa puede promover la reacción de la RuBP con CO_2 o con O_2 indistintamente. Cuando la concentración de CO_2 es alta y la de O es relativamente baja, la RuBP carboxilasa fija el CO_2 a PGA. Cuando la

ISÓTOPOS DEL CARBONO EN LAS PLANTAS C_3 Y C_4

pueden cerrar sus estomas tanto durante el día como por la noche, y mantener unas tasas metabólicas bajas mediante la fijación del CO_2 respiratorio a través de la acumulación de ácido málico, seguido por la fijación del

concentración de CO_2 es baja y la de O_2 relativamente alta, el enzima actúa como una oxigenasa, combinando la RuBP y el oxígeno para producir ácido fosfoglicólico y PGA, en lugar de las dos moléculas de PGA que se forman normalmente en la carboxilación. El ácido fosfoglicólico se convierte a continuación en ácido glicólico, el sustrato oxidado durante la fotorrespiración.

Altas concentraciones de CO_2 y bajas concentraciones de O_2 limitan la fotorrespiración. En consecuencia, las plantas C_4 tienen una cierta ventaja sobre las plantas C_3 debido a que el CO_2 fijado por la ruta del C_4 es principalmente "bombeado" desde las células del mesófilo hasta las de la vaina vascular, manteniendo así una relación CO_2/O_2 alta en el lugar de actuación de la RuBP carboxilasa. Esto favorece la carboxilación de la RuBP. Además, puesto que el ciclo de Calvin y la fotorrespiración asociada a él están localizados en la capa interna de la vaina vascular, cualquier CO_2 liberado por la fotorrespiración a la capa externa, el mesófilo, puede volver a ser fijado por la ruta del C_4 que opera allí. De esta forma se puede evitar que el CO_2 liberado por fotorrespiración abandone la hoja. Además, comparadas con las plantas C_3, las plantas C_4 utilizan más eficientemente el CO_2 disponible; esto se debe en parte al hecho de que el enzima PEP carboxilasa no se inhibe por el O_2. Como resultado, las tasas fotosintéticas netas de las gramíneas C_4, como el maíz (*Zea mays*), caña de azúcar (*Saccharum officinale*) y sorgo (*Sorghum vulgare*), pueden llegar a ser dos o tres veces superiores a las tasas de las gramíneas C_3, como el trigo (*Triticum aestivum*), centeno (*Secale cereale*), avena (*Avena sativa*) y arroz (*Oryza sativa*).

Las plantas C_4 aparecieron originalmente en los trópicos y están especialmente bien adaptadas a las altas intensidades de luz, a las altas temperaturas y a la sequía. El intervalo de temperaturas óptimo para la fotosíntesis C_4 es mucho más alto que el de la fotosíntesis C_3; las plantas C_4 prosperan incluso a temperaturas que podrían ser letales para muchas especies C_3. Debido a su más eficiente aprovechamiento del dióxido de carbono, las plantas C_4 pueden llegar a tener la misma tasa fotosintética que las plantas C_3, pero con menor apertura de los estomas y, por lo tanto, con una pérdida de agua considerablemente menor. Analizando la distribución geográfica de las especies C_4 en Norteamérica, se puede ver que estas especies son más abundantes en los climas con temperaturas más altas. Sin embargo, parece que existen diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas respecto al tipo de temperaturas que se considera favorable. Por ejemplo, las gramíneas C_4 son más abundantes en las regiones que tienen las temperaturas más altas durante la estación de crecimiento (Figura 7-21); por el contrario las dicotiledóneas C_4 son más abundantes en las regiones que presentan una mayor sequía durante la época de crecimiento.

Un ejemplo claro de los diferentes patrones de crecimiento de las plantas C_4 se puede ver en los prados de Norteamérica, que, al menos en las partes más frías del territorio, están constituidos principalmente por gramíneas C_3, como *Poa pratensis* y *Agrostis tenuis*. Por su parte, *Digitaria sanguinalis*, que con frecuencia invade estos pastos de hoja fina y de color verde oscuro formando manchas claramente distintas con sus hojas más anchas y de un verde amarillento, es una planta herbácea C_4 que en los momentos más calurosos del verano crece mucho más rápidamente que las gramíneas C_3 mencionadas anteriormente.

7-21
Los números indican los porcentajes de especies de gramíneas que poseen la vía C_4, respecto del número total de gramíneas, en cada una de las 32 floras locales de Norteamérica. Los mayores porcentajes se encuentran en aquellas regiones con mayores temperaturas durante la época de crecimiento.

Todas las plantas C_4 que se conocen actualmente son fanerógamas que pertenecen al menos a 19 familias, 3 de monocotiledóneas y 16 dicotiledóneas; sin embargo, no se ha encontrado ninguna familia que contenga exclusivamente especies C_4. Sin duda, esta ruta ha aparecido muchas veces de forma independiente en el curso de la evolución.

En la atmósfera libre, el dióxido de carbono existe como $^{12}CO_2$, $^{13}CO_2$, y $^{14}CO_2$. A diferencia del ^{14}C, el ^{12}C y el ^{13}C son formas isotópicas estables del carbono. Las plantas no asimilan los distintos isótopos del carbono de la misma manera, sino que discriminan a los más pesados. Actualmente se sabe que las plantas C_3 discriminan al ^{13}C en mayor medida que las plantas C_4. La discriminación de las plantas C_3 en contra del ^{13}C tiene lugar en gran medida durante la carboxilación asociada a la RuBP carboxilasa. La RuBP carboxilasa de las plantas C_3 discrimina en mayor medida al ^{13}C de lo que lo hace la PEP carboxilasa de las plantas C_4. En consecuencia, los compuestos de las plantas C_4 contienen mayores cantidades de ^{13}C que los de las plantas C_3.

Las concentraciones de isótopos estables en las plantas se expresan como valores relativos $\delta^{13}C$ respecto a los valores de ^{12}C y ^{13}C de una sustancia patrón. (Los valores se determinan con un espectrómetro de masas.) Los valores $\delta^{13}C$ para las plantas C_3 son de aproximadamente −27 partes por mil (comparado con el patrón) y los de las plantas C_4 de unas −11 partes por mil. El valor de $\delta^{13}C$ es importante para determinar si una planta es C_3 o C_4.

Los valores $\delta^{13}C$ pueden ser también importantes desde el punto de vista de la ecofisiología. Puesto que los valores $\delta^{13}C$ de los contenidos del estómago y de las heces de los herbívoros (animales que se alimentan de plantas) pueden ser utilizados para determinar qué herbívoros de un ecosistema prefieren plantas C_3 o C_4.

El CAM ("Crassulacean acid metabolism")

El metabolismo ácido de las crasuláceas, CAM (del inglés "Crassulacean acid metabolism") ha aparecido independientemente en muchas plantas suculentas, incluyendo a los cactus (Cactáceas) y las siempreivas (Crasuláceas). Se considera que una planta posee CAM si sus células fotosintéticas tienen la capacidad de fijar CO_2 en la oscuridad por la vía de la PEP carboxilasa y formar ácido málico que se almacena en las vacuolas. Durante el periodo luminoso siguiente, el ácido málico se descarboxila y el CO_2 resultante se transfiere a la RuBP del ciclo de Calvin *dentro de la misma célula*. Por lo tanto, las plantas CAM, al igual que las plantas C_4, utilizan tanto la vía C_3 como la vía C_4; sin embargo, difieren de las plantas C_4 en que en estas plantas CAM existe una separación temporal entre las dos rutas, en vez de la separación espacial de las C_4.

Las plantas CAM, para su fotosíntesis, dependen en gran medida de la acumulación nocturna de carbono, ya que durante el día sus estomas permanecen cerrados, minimizando las pérdidas de agua. Lógicamente, esta situación es ventajosa en las condiciones de alta intensidad de luz y de déficit hídrico en las que viven estas plantas. Si toda la obtención del CO_2 atmosférico de las plantas CAM tiene lugar por la noche, la eficiencia en la utilización del agua por dichas plantas puede ser muchas veces mayor que en una planta C_3 o C_4. En periodos de prolongada sequía, algunas plantas CAM del CO_2 gracias al ciclo de Calvin que tiene lugar el día siguiente.

El CAM está más ampliamente distribuido entre las plantas vasculares que la fotosíntesis C_4. Se ha comprobado al menos en 23 familias de angiospermas, la mayoría de ellas dicotiledóneas, como por ejemplo las plantas ornamentales flor de cera (*Hoya carnosa*), sansevieria (*Sansevieria zeylandica*) y *Kalanchoe daigremontiana*. No todas las plantas CAM son claramente suculentas; dos ejemplos de las menos suculentas son la piña tropical (*Ananas comosus*) y la barba de español (*Tillandsia usneoides*), pertenecientes ambas a la familia Bromeliáceas (monotiledóneas). También se ha indicado la presencia de actividad CAM en algunas plantas no angiospermas, como es el caso de la extraña gimnosperma *Welwitschia mirabilis* (ver Figura 18-35), los *Isoetes* (ver Figuras 17-19 y 17-20) y algunos helechos.

Significado adaptativo de los mecanismos fotosintéticos

A partir de las consideraciones realizadas en torno a las fotosíntesis C_3, C_4 y CAM, es posible que ya haya quedado claro que el mecanismo fotosintético no es el único factor que determina dónde vive una planta. A pesar de que éste es un importante factor, los tres mecanismos tienen ventajas e inconvenientes, y una planta sólo puede competir satisfactoriamente cuando los beneficios del tipo de fotosíntesis que realiza compensan otros factores. Por ejemplo, a pesar de que las plantas C_4 generalmente toleran temperaturas más altas y condiciones más secas que las especies C_3, a temperaturas inferiores a 25 °C puede ser que no compitan satisfactoriamente con ellas, en parte debido a una mayor sensibilidad al frío que la que presentan las plantas C_3. Además, como ya se ha comentado, las plantas CAM, que están mejor adaptadas a condiciones muy áridas, conservan el agua cerrando sus estomas durante el día. Esta práctica, sin embargo, reduce de forma importante su capacidad para obtener y fijar el CO_2. Por lo tanto, las plantas CAM crecen lentamente y están en desventaja frente a especies C_3 y C_4 en condiciones no tan extremas. Así, en cierta forma, cada tipo de fotosíntesis que se da en una planta es víctima de su propio mecanismo.

RESUMEN

En la fotosíntesis la energía luminosa se convierte en energía química, y el carbono queda "fijado" en los compuestos orgánicos. La ecuación general de esta reacción es

$$CO_2 + 2H_2A + \text{energía luminosa} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2A$$

donde H_2A representa al agua o a cualquier otra sustancia que pueda ser oxidada, es decir, de la cual puedan ser extraídos electrones.

El primer paso de la fotosíntesis es la absorción de energía luminosa por las moléculas de pigmentos. Los pigmentos que intervienen en la fotosíntesis en las células eucarióticas son las clorofilas y los carotinoides, que se hallan empaquetados en los cloroplastos y constituyen unidades

Un tratado comprensible de todos los aspectos del CAM, con especial énfasis en su interpretación como adaptación ecológica. También se considera el significado del CAM en la agricultura.

LEHNINGER, ALBERT L: *Principles of Biochemistry*, Worth Publishers Inc., New York, 1982 (existe una traducción al español: *Bioquímica*, Ediciones Omega, Barcelona, 1984).

Un libro escrito por varios autores que considera la estructura y función de las células vegetales. El primer capítulo es introductorio y trata de la célula en general. Cada uno de los siguientes capítulos está dedicado a diferentes componentes subcelulares.

en los tilacoides de las membranas fotosintéticas llamadas fotosistemas. La luz absorbida por las moléculas de pigmentos desplazan sus electrones a un nivel energético más alto. Gracias a la particular disposición de las moléculas de pigmentos en los fotosistemas, éstas son capaces de transferir la energía a una molécula de pigmento especial llamada centro de reacción. Existen dos fotosistemas, el fotosistema I y el fotosistema II.

No todas las reacciones fotosintéticas requieren luz. El grupo de reacciones que necesitan luz corresponde a las llamadas "reacciones luminosas", mientras que las que no requieren luz se denominan "reacciones oscuras."

En el modelo actualmente aceptado de las reacciones luminosas de la fotosíntesis, la energía luminosa entra en el fotosistema II, donde es captada por el centro de reacción P_{680}. Los electrones se desplazan desde el P_{680} hasta un aceptor de electrones. Conforme los electrones se desplazan, son reemplazados por otros procedentes de las moléculas de agua, y se produce oxígeno. A continuación los electrones, por parejas, descienden hasta el fotosistema I a lo largo de una cadena de transporte electrónico: este paso genera un gradiente de protones que conduce a la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato (fotofosforilación). Mientras tanto, la energía luminosa absorbida por el fotosistema I es transferida a su centro de reacción, el P_{700}. Los electrones activados son finalmente aceptados por la molécula de coenzima NADP, y los electrones desplazados del P_{700} son reemplazados por electrones procedentes del fotosistema II. La energía producida por las reacciones luminosas se almacena en las moléculas de $NADPH_2$ y en el ATP formado por fotofosforilación. En el flujo cíclico de electrones, un proceso que evita el paso por el fotosistema II, también se produce fotofosforilación.

Al igual que la fosforilación oxidativa que tiene lugar en las mitocondrias, la fotofosforilación que ocurre en los cloroplastos también es un proceso quimiosmótico. Cuando los electrones descienden a través de la cadena de transporte electrónico desde el fotosistema II al fotosistema I, los protones son bombeados desde el estroma hasta el interior de los tilacoides, creándose un gradiente de energía potencial. Cuando los protones atraviesan este gradiente desde el interior de los tilacoides al estroma, pasando a través de la ATP sintetasa, se forma ATP.

En las reacciones oscuras, que tienen lugar en el estroma de los cloroplastos, los $NADPH_2$ y ATP producidos en las reacciones luminosas se utilizan para reducir el dióxido de carbono a carbono orgánico. Esto se consigue mediante el ciclo de Calvin. En este ciclo se combina una molécula de dióxido de carbono con el material inicial, un azúcar de cinco carbonos llamado ribulosa 1,5-difosfato (RuBP) para formar un compuesto de tres carbonos, el 3-fosfoglicerato (PGA). En cada vuelta del ciclo entra en el mismo un átomo de carbono. Cada tres vueltas se produce una molécula de tres carbonos, el gliceraldehído 3-fosfato; dos de estas moléculas (al cabo de seis vueltas del ciclo) pueden combinarse para formar una molécula de glucosa. En cada vuelta se regenera la RuBP.

Las plantas en las que el ciclo de Calvin es la única vía para la fijación del carbono, en la cual el primer producto detectable de esta fijación es el PGA, se llaman plantas C_3. En las denominadas plantas C_4, el dióxido de carbono se fija inicialmente a un compuesto denominado PEP (fosfoenolpiruvato) para formar oxalacetato, un compuesto de cuatro carbonos. El oxalacetato rápidamente es transformado en malato o aspartato, el cual transfiere el CO_2 a la RuBP del ciclo de Calvin. Este ciclo, en las plantas C_4, tiene lugar en las células de la vaina vascular, mientras que la ruta C_4 ocurre en las células del mesofilo. Las plantas C_4 utilizan más eficientemente el

El CAM ("Crassulacean acid metabolism") se da en muchas plantas suculentas. En las plantas CAM la fijación de CO_2 por la PEP carboxilasa en compuestos C_4 tiene lugar por la noche, cuando los estomas están abiertos. Los compuestos C_4 se almacenan durante la noche y, a continuación, durante el día, cuando los estomas están cerrados, el CO_2 fijado es transferido a la RuBP del ciclo de Calvin. En las plantas CAM, el ciclo de Calvin y la ruta C_4 tienen lugar en las mismas células; por lo tanto, estas dos vías, que en las plantas C_4 están separadas espacialmente, se hallan separadas temporalmente en las plantas CAM.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS COMPLEMENTARIAS

ALBERTS, BRUCE, DENNIS BRAY, JULIAN LEWIS, MARTIN RAFF, KEITH ROBERTS and JAMES D. WATSON: *Molecular Biology of the Cell*, Garland Publishing, Inc., New York, 1983.*

Un extenso libro que cubre tanto la biología molecular de la célula como el comportamiento de las células en los animales y plantas pluricelulares. Una aproximación realmente moderna a la célula, se trata de un libro espléndidamente ilustrado. Dirigido a cursos introductorios de biología celular.

ASIMOV, I.: *Life and Energy*, Avon Books, New York, 1962.

Una elemental, pero a la vez elegante, descripción de la base energética de la vida, realizada por uno de los mejores escritores científicos de nuestro tiempo.

BECKER, WAYNE M.: *Energy and the Living Cell: An Introduction to Bioenergetics*, Harper & Row, Publishers, Inc. New York, 1977.*

Una sobresaliente y breve introducción a los temas de bioenergética y metabolismo energético celular, recomendado a los no graduados.

CONANT, JAMES B. (Ed.): *Harvard Case Histories in Experimental Science*, Vol. 2, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1964.

Caso Nun. 5, Plants and the Atmosphere, editado por Leonard K. Nash, *describe los primeros trabajos sobre la fotosíntesis. La narración, presentada con frecuencia a través de las propias palabras de los investigadores, ilumina el contexto histórico en el que se produjeron estos primeros descubrimientos.*

GABRIEL, MORDECAI L., and SEYMOUR FOGEL (Eds.): *Great Experiments in Biology*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. 1955.*

Presenta muchos de los descubrimientos fundamentales de la biología vistos a través del testimonio directo de sus protagonistas. Los ejemplos están bien escogidos y su valor aumenta en gran medida por notas adicionales explicativas y por tablas cronológicas de progreso clave en diversos campos de la biología.

HINCKLE, P.C., and R.E. MCCARTY: "How Cells Make ATP", *Scientific American* 238(3): 104-23, Marzo 1978.

Un artículo escrito con claridad que aporta pruebas evidentes a favor de la teoría quimiosmótica de la síntesis de ATP.

KLUGE, M., and I.P. TING: *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*, Ecological Studies: Vol. 30, Springer-Verlag, New York, 1979.

LEHNINGER, ALBERT L.: *Bioenergetics*, 2.ª ed., W. A. Benjamin, Inc., New York, 1965 (existe una traducción al castellano).

Este texto básico destaca tanto por su claridad como por su coherente enfoque sobre la célula viva. A lo largo de la obra aparecen numerosas aplicaciones prácticas y médicas.

SALISBURY, FRANK B., and CLEON W. ROSS: *Plant Physiology*, 3 ed., Wadsworth Publishing Co., Inc. Belmont, Calif., 1985.

Un tratado detallado y útil sobre fisiología vegetal.

STRYER, LUBERT: *Bioquímica*, 3.ª ed., Editorial Reverté, S.A., Barcelona, 1988.

Una buena introducción sobre la energía de la célula.

STUMPF, P.K. and E.E. CONN (Eds.): *The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise*, Vol 1, *The Plant Cell*, N. E. Tolbert (Ed.), Academic Press, New York, 1980.

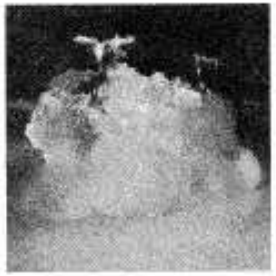
WILKINS, MALCOLM B. (Ed.): *Advanced Plant Physiology*, Pitman Press, Bath, Great Britain, 1984.

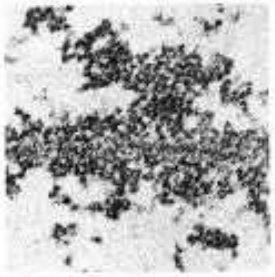
Un libro de texto sobre fisiología vegetal puesto al día y realizado por varios autores.

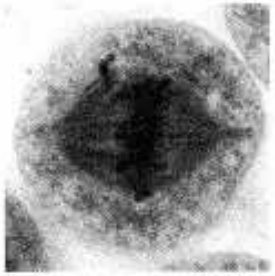
ZELITCH, ISRAEL: "Photosynthesis and Plant Productivity" *Chemical and Engineering News*, 57(6), 1979.

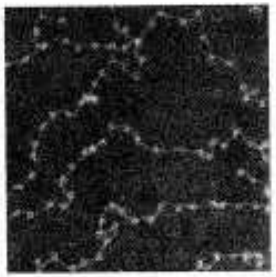
Una descripción concisa pero completa de los campos de investigación en fotosíntesis más importantes de la actualidad. Se tratan algunos aspectos de importancia en la agricultura.

* Disponible en consideración textos.









C A P Í T U L O 8

La química de la herencia

A partir del momento en que el hombre empezó a observar el mundo que le rodeaba se sintió confundido y admirado por los mecanismos de la herencia. ¿Por qué los hijos de todos los seres vivos –el diente de león, los perros, los canguros, o los robles– siempre se parecen a sus padres y no a otra especie? ¿Por qué un niño tiene los ojos de su madre o la barbilla de su padre o, para mayor confusión, la nariz de su abuelo?

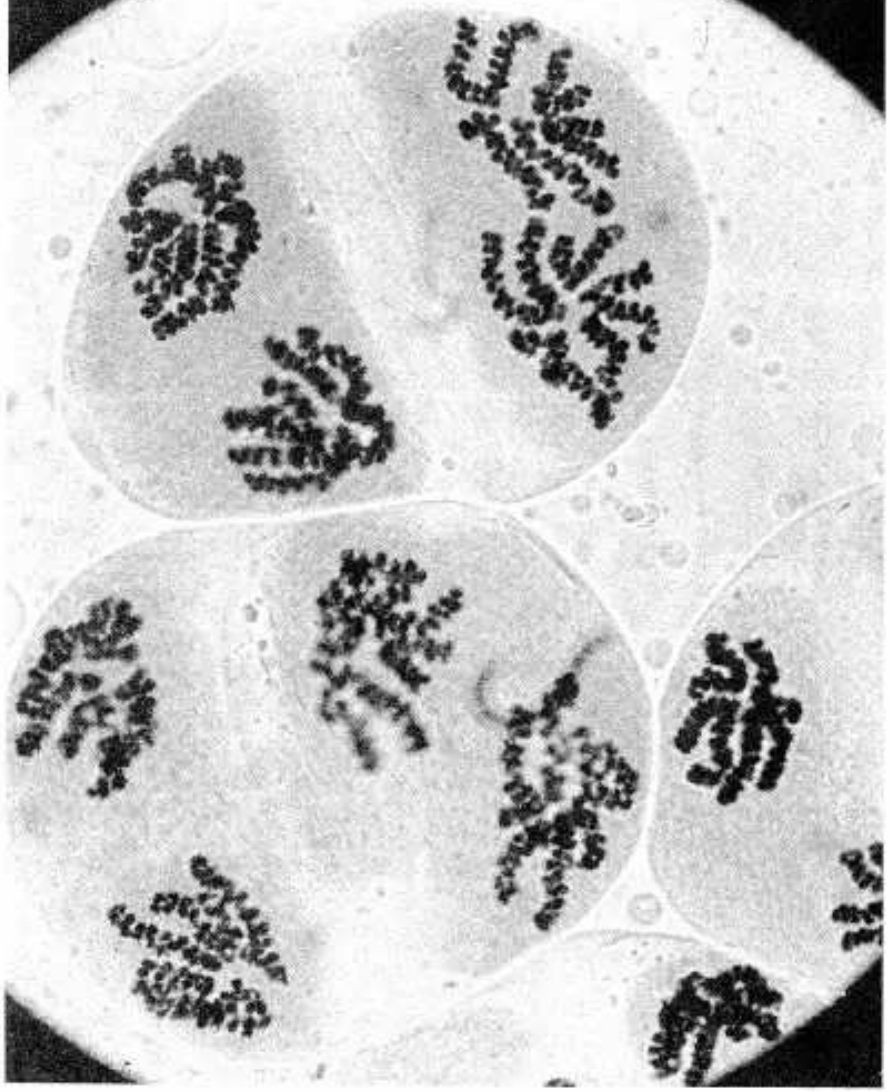
Estas preguntas ya se las hicieron los antiguos griegos y, probablemente, son aún más antiguas que ellos mismos. Tales cuestiones han sido siempre importantes. A lo largo de la historia, la herencia biológica ha sido el factor más importante para determinar la distribución de la riqueza, del poder, de las tierras y de los privilegios. Desde el punto de vista biológico, la herencia es el centro de cualquier definición que se haga de la vida.

Hay quien dice que el siglo veinte será recordado como el período de la historia en el que el hombre alcanzó la luna, pero otros predicen que aún será más conocido por el siglo en el que se descubrió la naturaleza del DNA y por ello, se comenzó a desvelar los secretos de la herencia.

LA QUÍMICA DEL GEN: DNA O PROTEÍNA

Hace mucho tiempo que los biólogos saben que la herencia está asociada con el núcleo de las células y, en particular, con los cromosomas (Figura 8-1). Los cromosomas de los eucariotas son complejos de DNA y proteínas que cuando se tiñen y observan con el microscopio óptico a menudo aparecen en forma de finas hebras. Una vez quedó claro para los investigadores que los cromosomas transportaban la información genética, surgió el problema de decidir si era la proteína o el DNA el que jugaba este papel esencial.

A principios de 1950 se habían acumulado suficientes pruebas para considerar al DNA como base del material genético: (1) Como revelaron técnicas específicas de tinción, el DNA está presente en los cromosomas de todas las células, y se encuentra principalmente en ellos. (2) En general, las células de las plantas y de



8-1
La segunda anafase de la meiosis durante la formación de las microsporas en Trillium erectum. *La visible separación de los cromosomas, que contienen el material genético, DNA, es casi completa. Cada uno de los núcleos de nueva formación poseerá sólo la mitad del número de cromosomas que estaban presentes en el núcleo original al inicio de la meiosis.*

8-2
La identificación del factor transformante fue un experimento crucial para establecer el papel del DNA. En este clásico experimento, las

Los pneumococos "rugosos" no son patógenos. Ambos caracteres son hereditarios: la descendencia de las células "lisas" produce colonias que

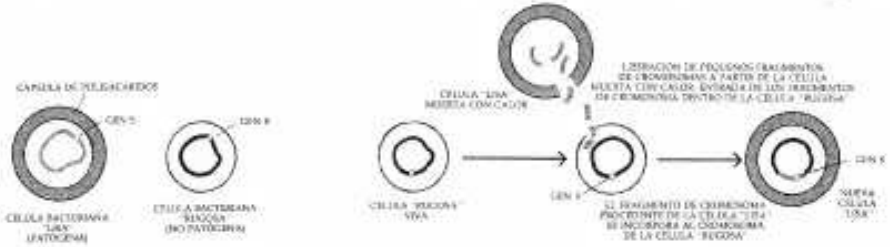
algunas de las células "rugosas" adquieren la característica de células "lisas" y producen colonias "lisas". Este fenómeno, denominado

8-3
Resumen de los experimentos de Hershey-Chase, una serie de importantes experimentos que demostraron que el DNA es el material

Neumococos. Algunas cepas de neumococos producen una cápsula de polisacárido que da a sus colonias una apariencia brillante y lisa; son patógenas (causa de enfermedad).

Cepas de neumococos que poseen una morfología "lisa" (son llamadas así, ya que, cuando crecen en agar, producen unas cápsulas de polisacárido que da a sus colonias una apariencia brillante y lisa) son patógenas (causa de enfermedad).

Cepas de neumococos que poseen una morfología "lisa", y aquellas con células "rugosas" producen colonias que aparecen opacas y rugosas. Si se añaden células "lisas" muertas y sus restos celulares a un cultivo vivo de células "rugosas", transformación, fue observado por primera vez en 1928. Dieciséis años después, en 1944, se probó que el factor transformante, el DNA, cambiaba la constitución genética de las células "rugosas".



los animales contienen el doble de DNA que sus gametos. (3) Como se muestra en la Tabla 8-1, la proporción de purinas y de pirimidinas varía de una especie a otra. Tal variación es esencial en una molécula para descifrar el "lenguaje de la vida". Aún más importante es que la proporción de guanina en el DNA de una determinada especie es siempre igual a la proporción de citosina, y que la proporción de adenina es igual a la de timina. Esta relación, que empezó a conocerse como el principio de Chargaff, constituye una clave fundamental para desvelar el proceso hereditario. (4) El DNA aislado de células bacterianas puede dar lugar a otras células bacterianas con nuevas características genéticas (Figura 8-2). (5) Durante la infección de las células bacterianas por determinados virus (bacteriófagos), únicamente el DNA entra en la célula y dirige la formación de nuevos virus (Figura 8-3).

A pesar de todas estas pruebas, hasta el descubrimiento de la estructura del DNA su papel genético no fue plenamente comprendido.

LA NATURALEZA DEL DNA

En 1951, el genetista americano James D. Watson marchó a Inglaterra, donde empezó a trabajar con Francis Crick del Cavendish Laboratory de Cambridge. Watson y Crick formaban parte de los científicos que estaban convencidos de que el DNA, y no las proteínas, constituían el material genético. En palabras de Watson, el DNA es "la más preciada de todas las moléculas".

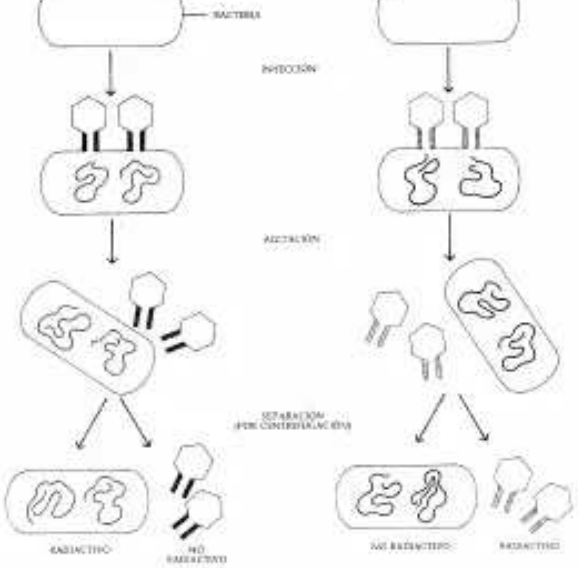
En sus investigaciones para conocer la forma en que se organizaba la molécula de DNA, Watson y Crick se basaron parcialmente en el concepto de *genes* (unidades de la herencia que se encuentran en los cromosomas) que se había desarrollado hasta ese momento. Ellos sabían que si el DNA era el material genético, éste debía reunir al menos cuatro condiciones:

1. Debía transportar la información genética de célula a célula y de generación en generación; además debía transportar una gran cantidad de información. (Consideremos cuántas instrucciones debe contener un grupo de genes que dirijan, por ejemplo, el desarrollo de un elefante, de un árbol, o incluso de una bacteria.)
2. Debía autocopiarse, ya que el cromosoma lo hace antes de cada división celular; más aún debía replicarse con gran precisión. (Por ejemplo, a partir de los datos acumulados sobre las proporciones de las mutaciones humanas sabemos que un gen humano debe copiarse durante millones de años sin error.)
3. Por otro lado, un gen a veces debía cambiar, o mutar. (Cuando un gen cambia, esto es, cuando tiene lugar un error, el "error" debe ser copiado. Esta es la propiedad más importante, quizás el único atributo de los seres vivos; sin la capacidad de replicar "errores", no podría haber evolución por selección natural.)
4. Debía haber algún mecanismo para "leer" la información almacenada y traducirla en algo en el individuo vivo.

Watson y Crick eran bien conscientes de que la molécula de DNA podía ser el material genético sólo si poseía el tamaño, la configuración y la complejidad necesarios para codificar la enorme cantidad de información que necesitan los organismos vivos y para realizar copias exactas de este código.

La información que Watson y Crick utilizaron para demostrar que el DNA era realmente el material genético procedía de estudios bioquímicos previos de la molécula de DNA. Algunos de estos datos son:

1. La molécula es muy grande y también muy larga y fina.



hereditario de un virus. Los bacteriófagos (o fagos, del griego phagein, comer) son virus que infectan bacterias. Mediante el crecimiento de determinadas bacterias infectadas con virus en distintos medios radiactivos se obtuvieron dos muestras distintas de virus: uno con el DNA marcado con el isótopo radiactivo ^{32}P y el otro con la cápsula proteínica marcada con el isótopo radiactivo ^{35}S. (El DNA no contiene azufre, y las proteínas no contienen fósforo). Luego se permitió que los fagos marcados infectaran bacterias que crecían en medios de cultivo no radiactivos (un cultivo de bacterias fue infectado con fagos marcados con ^{32}P y otro con fagos marcados con ^{35}S). Después de que el ciclo infectivo se había iniciado, las células fueron agitadas para que desprendieran cualquier resto vírico que pudiera estar adherido a sus paredes, luego fueron centrifugadas para separar las células de los fragmentos víricos. Una prueba adecuada revelába que el ^{35}S había quedado fuera de las células y que el ^{32}P había entrado en ellas, infectándolas y provocando la formación de nuevos virus. Fue entonces cuando se concluyó que debía de ser el DNA el responsable de transportar la información hereditaria necesaria para la producción de nuevas partículas del fago.

2. Los tres componentes (una base nitrogenada, un azúcar, y un fosfato) están ordenados en nucleótidos, como se ve en la figura 3-19 de la página 57.
3. De acuerdo con los estudios de difracción de rayos X llevados a cabo por Rosalind Franklin y Maurice Wilkins en el King's College de Londres, la larga molécula de DNA está formada por unidades repetidas regularmente que se disponen en espiral o, más exactamente, en hélice.
4. Los datos incluidos en la Tabla 8-1 indican que la proporción de nucleótidos con adenina y con timina es de 1 a 1, como también lo es la proporción de nucleótidos con guanina y citosina.

Watson y Crick no realizaron experimentos en el sentido usual, sino que optaron por reunir y relacionar todos los datos conocidos hasta ese momento sobre el DNA de modo que el conjunto tuviera sentido. Ellos trabajaron con los datos acumulados, con las mediciones realizadas por Franklin y Wilkins mediante la difracción de rayos X y con un modelo de hojalata que intentaban construir de acuerdo con los datos físicos y químicos conocidos sobre el DNA (Figura 8-4a).

Tabla 8-1 *Composición del DNA en algunas especies**

	PURINAS		PIRIMIDINAS	
FUENTE	ADENINA	GUANINA	CITOSINA	TIMINA
Hombre	30,4	19,6	19,9	30,1
Buey	29,0	21,2	21,2	28,7
Esperma del salmón	29,7	20,8	20,4	29,1
Germen de trigo	28,1	21,8	22,7	27,4
Escherichia coli	24,7	26,0	25,7	23,6
Hígado de oveja	29,3	20,7	20,8	29,2

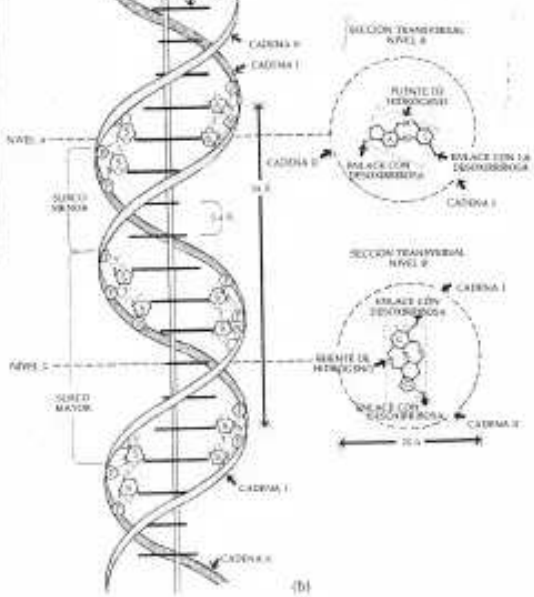
*Es moles por 100 moles-gramo, sin porcentaje; según Ensayo en Nucleic Acids, 1963.

La cuestión más importante para ellos era saber si la estructura química del DNA reflejaba o no su función biológica. Con un talante pesimista, Watson recordaba en un momento de sus investigaciones, "nosotros está-

(A), timina (T), guanina (G) y citosina (C)– una base por cada azúcar fosfatado. Las bases apareadas se encuentran transversalmente a la doble hélice y se unen entre sí gracias a puentes de hidrógeno del mismo tipo

pirimidinas no alcanzan dicha distancia. Pero se obtiene un ajuste perfecto si cada purina se aparea con una pirimidina. Las parejas de bases –los travesaños de la escalera de mano– son, por lo tanto, siempre combina-

(a)



(b)

8-4
(a) Watson (izquierda) y Crick con su modelo de DNA. (b) Una representación del concepto de Watson y Crick de la molécula de DNA. A la izquierda, la molécula está dibujada de frente con el eje indicado por la varilla vertical. La molécula está formada por dos cadenas de polinucleótidos, que forman una hélice dextrógira. Estas cadenas están enrolladas juntas, formando una doble hélice con un diámetro medio de 2 nanómetros (20 angstroms).

Las dos cadenas que forman las hélices están compuestas de nucleótidos que contienen restos del azúcar desoxirribosa (S) los cuales se enlazan con el grupo fosfato (P) del azúcar del nucleótido adyacente. La secuencia regular de azúcares y fosfatos forma la columna vertebral de la molécula. Los azúcares de cada hélice se proyectan hacia el interior del cilindro.

Los pares de bases nitrogenadas indicados por las líneas horizontales gruesas son moléculas planas que ocupan el área central del cilindro (los rectángulos de línea discontinua de las secciones transversales de la derecha). Los pares de bases, representadas por la timina (T) y la adenina (A) en el nivel A y por la citosina (C) y la guanina (G) en el nivel B, están unidas por puentes de hidrógeno. La línea circular discontinua de las secciones transversales indica el margen externo de la doble hélice cuando la molécula se observa desde arriba.

Las bases están apiladas una encima de la otra separadas por intervalos de 3.4 angstroms y con una rotación de 36° en cada paso. De este modo, hay 10 pares de bases por cada vuelta completa de la hélice. Como resultado de esta rotación, las sucesivas vistas frontales de los pares de bases aparecen en forma de líneas de longitudes distintas dependiendo del ángulo de visión.

bamos a menudo preocupados por si la estructura correcta pudiera ser una tontería, esto es, que ésta pudiera no sugerir absolutamente nada". La estructura del DNA resultó ser, de hecho, en algo increíblemente interesante.

La doble hélice

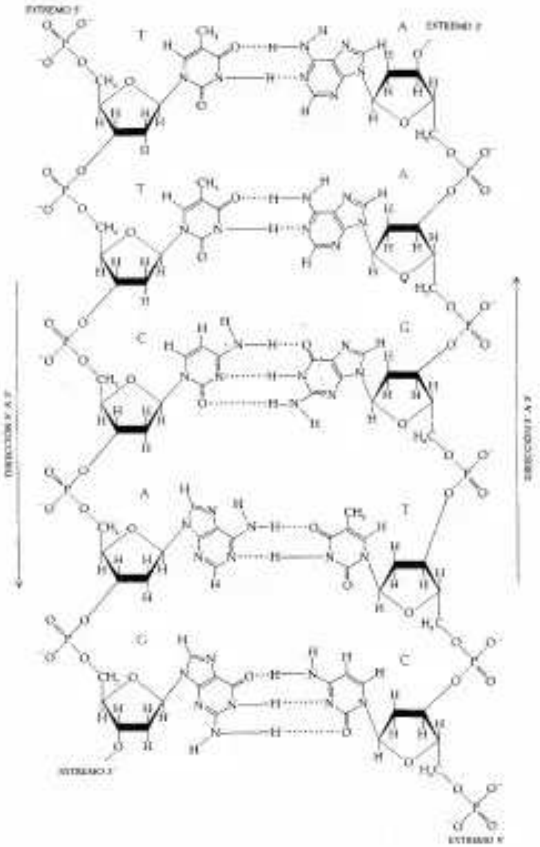
Reuniendo los diversos datos, Watson y Crick fueron capaces de deducir que el DNA no era una hélice de hebra simple, como sucede en muchas proteínas, sino una enorme doble hélice entrelazada. Imaginémonos la barandilla de una escalera de caracol, la cual forma una hélice sencilla. Si una escalera de mano estuviera enroscada como una hélice, conservando los travesaños perpendiculares a los largueros, habríamos realizado un tosco modelo de doble hélice.

En una molécula de DNA los dos "largueros" o bordes están formados por moléculas de azúcar de desoxirribosa alternadas con grupos fosfato (ver Figuras 8-4b y 8-5). Los travesaños de la escalera de mano están formados por dos bases nitrogenadas –adenina

que los enlaces químicos relativamente débiles que juegan un papel tan importante en la conformación de la estructura secundaria y terciaria de las proteínas. En la analogía de la escalera de caracol, los peldaños están formados por bases apareadas (Figura 8-5).

La distancia entre los dos bordes, o barandillas, de acuerdo con las medidas obtenidas por Wilkins, es de 2 nanómetros. Dos purinas combinadas se extienden a una distancia superior a los 2 nanómetros, y dos

8-5
Estructura de doble cadena de una porción de la molécula de DNA. Cada nucleótido está constituido por un azúcar (desoxirribosa), un grupo fosfato y una base nitrogenada (una purina o una pirimidina). Obsérvese la secuencia repetitiva azúcar-fosfato-azúcar-fosfato que forma la columna vertebral de la molécula. Cada grupo fosfato está unido al carbono 5' de un azúcar y al carbono 3' del azúcar del nucleótido adyacente, de esta manera la cadena posee un extremo 5' terminal y otro 3' terminal. Los puentes formados por los grupos fosfato entre los nucleótidos en las dos cadenas van en direcciones opuestas: esto es, las cadenas son antiparalelas. (Compare esta figura con la 8-4b.)



número de pares de bases oscila de los cerca de 5 000 del virus más simple hasta los 5 000 000 000 estimados en los 46 cromosomas del ser humano. El DNA de una sola célula humana, que si lo extendiéramos en forma

llar las cadenas de DNA, así como para situar los nucleótidos en la posición correcta. La forma en que estos enzimas funcionan da la clave para comprender cómo se replica el DNA.

series de cortos fragmentos que una vez unidos dan lugar a una cadena continua de DNA. Durante el proceso de replicación del DNA en la bacteria *Escherichia coli* se sabe que actúan más de 14 enzimas distintos, y

DNA LEVÓGIRO Y DNA DEXTRÓGIRO

de una única hebra alcanzaría cerca de 1,5 metros de longitud, contiene una cantidad de información equivalente a 600 000 páginas impresas de 500 palabras cada una; lo que equivale a una biblioteca de alrededor de 1000 libros. En resumen, la molécula de DNA tiene realmente la capacidad de almacenar la información genética necesaria.

La molécula que se copia a sí misma

Watson y Crick realizaron su descubrimiento más interesante cuando hallaron la manera en que las fibras de DNA se apareaban. En relación con esto, encontraron una interesante e importante restricción: no solamente las purinas no podían enlazarse con purinas ni las pirimidinas con pirimidinas, sino que la adenina sólo podía hacerlo con la timina, y la guanina sólo con la citosina. Solo estas dos combinaciones de bases nitrogenadas forman puentes de hidrógeno; la adenina no puede formar puentes de hidrógeno con la citosina, y la guanina no puede formar puentes de hidrógeno con la timina.

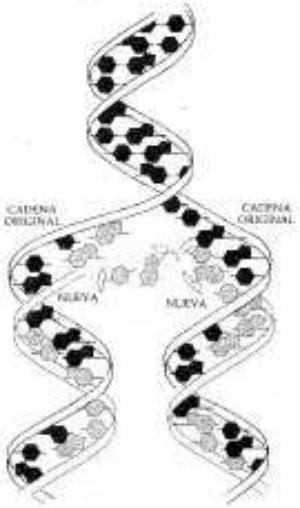
Echemos un vistazo de nuevo a la Tabla 8-1. El modelo de Watson y Crick explica la composición de bases del DNA de una forma sencilla y lógica. Sin embargo la propiedad más importante del modelo es que las dos cadenas son *complementarias*, esto es, cada cadena contiene una secuencia de bases que es completamentaria de la otra. Cuando la molécula de DNA se replica a sí misma simplemente se abre como si fuera una cremallera; las bases nitrogenadas se separan por los puentes de hidrógeno (Figura 8-6). Las dos cadenas se separan y se forman nuevas cadenas a lo largo de cada una de las viejas. Si en la cadena original había una T (timina), sólo una A (adenina) puede aparearse con ella en la nueva cadena; una G (guanina) se aparearà con una C (citosina), y así sucesivamente. Así, cada cadena forma una copia complementaria de sí misma, produciéndose dos réplicas exactas de la molécula original. La antigua cuestión de cómo la información hereditaria se duplicaba y pasaba de generación en generación fue, en principio, respondida gracias al descubrimiento de la estructura del DNA.

Watson y Crick escribieron en su breve publicación original lo que puede considerarse la sugerencia más grandiosa de todos los tiempos: "No se ha escapado a nuestras observaciones el hecho de que el apareamiento específico que hemos postulado sugiere inmediatamente un posible mecanismo de copia para el material genético." En 1962, nueve años después de la publicación de su hipótesis original, Watson, Crick y Wilkins recibieron el Premio Nobel en reconocimiento a sus extraordinarios estudios.

Posteriormente se observó que debido a que la molécula de DNA es muy larga, doblemente entrelazada, y helicoidal, la replicación es un proceso complejo, que requiere muchos pasos catalizados por enzimas. Se necesitan enzimas específicos para separar y desenro-

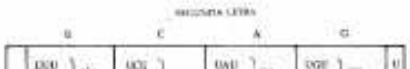
A medida que se conocía más la química de la replicación del DNA, aparecían nuevas complicaciones: los extremos de las dos cadenas del DNA de doble hélice eran distintos. En cada cadena, el grupo fosfato que une dos moléculas de desoxirribosa está unido a la posición 5' de un azúcar (carbono 5 de la desoxirribosa) y a la posición 3' del azúcar adyacente (el tercer carbono del anillo de desoxirribosa). Esta configuración de azúcar-fosfato-azúcar da lugar a que cada cadena posea un extremo 5' y un extremo 3' (Figura 8-5).

Por otro lado, mientras que la dirección en la síntesis de DNA va del extremo 3' al 5' en una cadena, en la otra cadena funciona en sentido contrario. Por lo tanto, las dos cadenas son antiparalelas (Figura 8-5). La síntesis de la cadena de 3' a 5' es continua, añadiéndose un nucleótido en cada paso, mientras que en la otra cadena es discontinua, construyéndose en dirección opuesta



8-6
La molécula de DNA que se muestra aquí está en proceso de replicación. Las cadenas se separan por el medio a medida que se rompen los puentes de hidrógeno que unen las bases. (Para una mayor comprensión, las bases se representan fuera del plano.) Cada cadena original sirve de molde para que a lo largo de ella se forme una nueva cadena complementaria a partir de los nucleótidos de que dispone la célula.

8-7
El código genético, formado por 64 codones (combinaciones de tres bases o tripletes), y sus correspondientes aminoácidos (ver Figura 3-14.



el proceso es aún más complejo en los eucariotas.

¿CÓMO TRABAJAN LOS GENES?

Watson y Crick nos revelaron la naturaleza química del gen y nos sugirieron la forma en que se autoduplicaban. Sin embargo, una cuestión quedaba sin respuesta: ¿Cómo la información almacenada en la molécula de DNA influye en la estructura o en la función celular a través de la producción de proteínas específicas? Por ejemplo, ¿cómo el DNA puede transformar un pneumococo inofensivo en virulento? ¿Cómo determina la forma de una hoja o el olor de una flor? o explicar el ¿por qué los ojos de un niño tienen el mismo color que los de su madre?

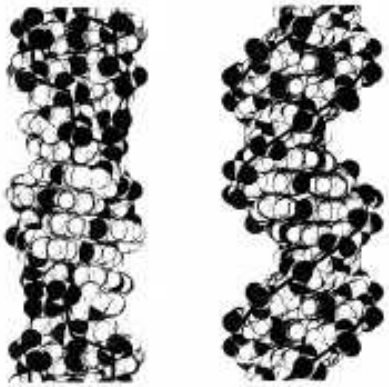
Las moléculas de la herencia

La estructura y la función de las células dependen casi exclusivamente de las proteínas que ellas fabrican, en particular de sus enzimas. Por lo tanto, los pasos por los que la información genética de la molécula de DNA se utiliza en la formación de proteínas específicas poseen un especial interés. Mediante estos pasos una secuencia específica lineal de bases se traduce en la correspondiente secuencia lineal de aminoácidos (la estructura primaria de la proteína); la secuencia particular de aminoácidos es muy importante para determinar la forma (estructura) y la función de la proteína. En varios pasos de la síntesis proteica participa una molécula estrechamente relacionada con el DNA, el *ácido ribonucleico* (RNA). La participación del RNA se sospechó durante mucho tiempo ya que las células que sintetizan grandes cantidades de proteína contienen siempre grandes proporciones de RNA.

El RNA difiere del DNA en varios aspectos (discutidos en el Capítulo 3): el componente azucarado de la molécula de RNA es una ribosa en vez de una desoxirribosa, característica del DNA; y el RNA contiene la pirimidina uracilo (U) en lugar de la timina del DNA. La molécula de RNA raramente se presenta en forma de doble cadena; sus propiedades y actividad son, por lo tanto, muy diferentes a las del DNA. Las tres clases principales de RNA son el RNA mensajero, el RNA de transferencia y el RNA ribosómico.

El *RNA mensajero* (*mRNA*) es una molécula grande; su tamaño oscila desde unos pocos cientos a cerca de 10 000 nucleótidos. Se forma a lo largo de una cadena de la hélice de DNA por el mismo principio de apareamiento de bases que rige la formación de una nueva cadena de DNA. La presencia de adenina en la cadena original de DNA dará lugar a la inserción de una unidad de uracilo en la cadena de mRNA. Cada secuencia de tres bases en la molécula de mRNA especifica un único aminoácido durante la traducción; esta secuencia se denomina *codón*.

La doble hélice continua de DNA descrita por James Watson y Francis Crick estaba dirigida hacia la derecha, es decir, en dirección dextrógira. Sin embargo, a finales de 1970, Alex Rich y sus colegas del Instituto de Tecnología de Massachusetts descubrieron una segunda configuración estable del DNA, aquella que se dirigía hacia la izquierda, es decir, en dirección levógira. El descubrimiento de estas formas de DNA fue posible gracias al desarrollo y perfeccionamiento de los análisis químicos.



En los modelos que se muestran arriba, el polinucleótido que forma la columna vertebral del DNA se resalta mediante una línea sobreimpresa. La "columna vertebral" de la forma levógira del DNA realiza un zigzag, y por ello se denomina Z-DNA. El Z-DNA es intercovertible con la forma dextrógira del DNA (denominada B-DNA) en determinadas condiciones. La presencia de Z-DNA parece estar relacionada con la regulación de la transcripción de ciertos genes.

Del *RNA de transferencia (tRNA)* se dice a veces que es "el diccionario del lenguaje de la vida". Hay muchos tipos distintos de tRNA, aparentemente un tipo específico para cada uno de los codones del *código genético*, esto es, el código por el cual la secuencia de bases del DNA especifica la secuencia de aminoácidos de la proteína que será sintetizada (ver Figura 8-7). Uno de los más importantes descubrimientos de la biología molecular es que el código genético es idéntico en todos los organismos, con muy pocas excepciones que se refieren a pequeños detalles. Los genes de las bacterias pueden funcionar perfectamente, en unas circunstancias apro-

la naturaleza de su *anticodón*, es decir, la secuencia del triplete antiparalelo, que determina que sólo reconozca un triplete particular, el codón, del mRNA.

Se han descubierto las secuencias de bases de bastantes moléculas distintas de tRNA. Cada tipo de tRNA

riotas hay diferentes enzimas, llamados RNA polimerasas, para la transcripción del tRNA, rRNA y mRNA. Los precursores de la molécula de mRNA sintetizados a partir del DNA en el núcleo eucariótico son 10 a 20 veces mayores que los mRNA de las bacterias. Si el

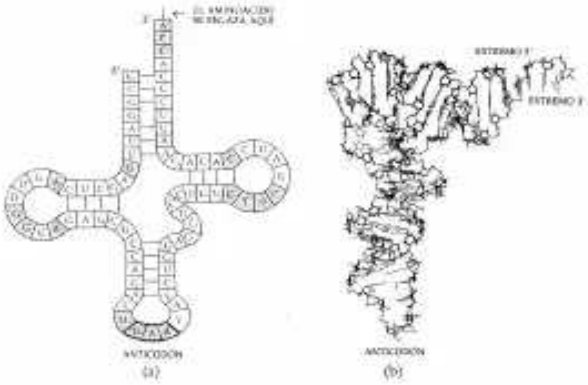
página 52). De las 64 codones, sólo 61 especifican aminoácidos particulares. Los tres restantes son señales de "stop" que indican el final de la cadena. Puesto que 61 tripletes codifican 20 aminoácidos, es obvio que deben haber "sinónimos"; por ejemplo, la leucina tiene seis. La mayoría de los sinónimos difieren sólo en el tercer nucleótido. Aquí se muestra el código tal como debe de aparecer en la molécula de mRNA.

PRIMERA LETRA				TERCERA LETRA
U	UUU, UUC } phe	UCU, UCC, UCA, UCG } ser	UAU, UAC } tyr	UGU, UGC } cys
	UUA, UUG } leu		UAA } stop, UAG } stop	UGA } stop, UGG } trp
C	CUU, CUC, CUA, CUG } leu	CCU, CCC, CCA, CCG } pro	CAU, CAC } his	CGU, CGC, CGA, CGG } arg
			CAA, CAG } gln	
A	AUU, AUC, AUA } ile	ACU, ACC, ACA, ACG } thr	AAU, AAC } asn	AGU, AGC } ser
	AUG } met		AAA, AAG } lys	AGA, AGG } arg
G	GUU, GUC, GUA, GUG } val	GCU, GCC, GCA, GCG } ala	GAU, GAC } asp	GGU, GGC, GGA, GGG } gly
			GAA, GAG } glu	

8-8
(a) Estructura bidimensional de una molécula de tRNA. Tales moléculas están formadas por cerca de 80 nucleótidos unidos en una sola cadena. La cadena siempre termina con la secuencia CCA. Un aminoácido puede unirse a un tRNA específico en este extremo. Algunos nucleótidos están en la misma posición en todos los tRNA; éstos se muestran en gris. Los otros nucleótidos varían de acuerdo con el tRNA particular. Los símbolos D, γ, ψ y T representan nucleótidos modificados inusuales que son característicos de las moléculas de tRNA. La importancia de estos nucleótidos reside en que evitan la formación de determinados puentes de hidrógeno y por ello determinan el plegado final de la molécula.
Cada porción de la molécula de tRNA posee una función única. El extremo aceptor es aquel en el que se enlaza el aminoácido. El bucle de la izquierda, denominado bucle TψC, es el mismo para cada molécula de tRNA; probablemente gobierna la unión del tRNA con los ribosomas. El bucle de la derecha, bucle DHU, por el contrario, difiere de una molécula a otra de tRNA; puede estar implicado en la determinación del aminoácido que debe unirse enzimáticamente al extremo aceptor. Algunos de los nucleótidos están unidos por puentes de hidrógeno entre sí, como se indica mediante los trazos coloreados. Los nucleótidos no apareados de la parte inferior del diagrama (en color) se denominan anticodón. Sirve para "enchufar" la molécula de tRNA en el codón de mRNA.
(b) La molécula se repliega sobre sí misma, produciendo su estructura tridimensional. Esto es una fotografía del modelo.

piadas, en las células de los mamíferos. Del mismo modo, los genes vegetales, en una fase apropiada de su expresión, pueden ser introducidos en bacterias donde sintetizarían sus propios productos. Esta observación no sólo nos da una demostración fehaciente del hecho de que toda la vida en la Tierra posee un origen común, sino que también nos da las bases para las técnicas de la ingeniería genética, que posee un gran interés para el progreso de la humanidad en el futuro (ver Capítulo 30).

Cada molécula de tRNA consta de alrededor de 80 nucleótidos que forman una cadena simple y larga replegada sobre sí misma (Figura 8-8). Parte de la especificidad de una molécula particular del tRNA reside en



diferente en su secuencia de nucleótidos, pero todos tienen un número similar de bases y una forma parecida.

Igual de importante que la especificidad de la molécula de tRNA es su capacidad de unirse a un aminoácido particular, el que codifica el anticodón. Esta especificidad se consigue por los *enzimas de activación*, que son enzimas específicos que reconocen un determinado aminoácido y un tRNA particular. Estos enzimas de activación son los elementos clave en la traducción del mensaje genético; determinan qué aminoácido deberá asociarse con un tRNA particular (y de este modo con qué triplete anticodón).

El *RNA ribosómico (rRNA)* se encuentra, junto a proteínas características, en los ribosomas. Un ribosoma está compuesto por dos subunidades, cada una de ellas con sus tipos característicos de RNA y proteínas. Por ejemplo, en *Escherichia coli* la subunidad pequeña del ribosoma posee un tipo de rRNA, y la subunidad grande tiene otros dos tipos. El mRNA y el tRNA se unen en el ribosoma. Presumiblemente, la función del ribosoma es colocar en la posición correcta al mRNA, tRNA, aminoácidos, y la proteína que está formándose para una precisa interrelación entre todos ellos durante el proceso de la síntesis proteica. Las proteínas ribosómicas son también activas; por ejemplo, una de ellas es un enzima que forma los enlaces peptídicos.

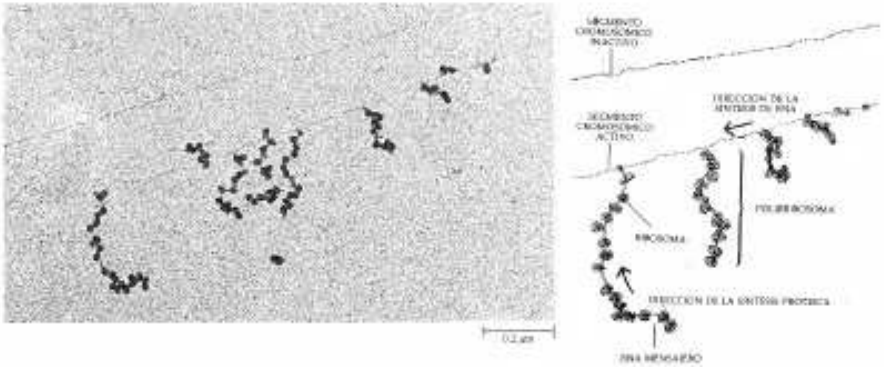
En las células eucariotas, el rRNA se forma en el DNA del nucleolo. Aunque mayores que los de *E. coli*, los ribosomas de las células eucariotas poseen una estructura similar y una misma función que los de las bacterias.

Transcripción del RNA a partir del DNA

El RNA se transcribe o copia, del DNA de forma similar a la replicación del DNA, es decir, por bases complementarias (Figuras 8-9 y 8-10). En las células eucariotas se marca suministrando uracilo radiactivo durante un corto período de tiempo, las largas moléculas precursoras del RNA presentan radiactividad dentro del núcleo. Sin embargo, sólo cerca de un 10 por ciento de esta radiactividad se presenta fuera del núcleo, demostrándose que la mayoría de los precursores de RNA formados en el núcleo eucariótico no juegan ningún papel en la síntesis proteica. Las zonas no codificadoras de los genes eucarióticos, los *intrones*, transcriben la porción de RNA que nunca abandonará el núcleo. Las porciones de los genes eucarióticos que contienen las secuencias de nucleótidos que codifican la secuencia de aminoácidos de las proteínas se denominan *exones*.

Las largas moléculas precursoras del mRNA de los eucariotas se "procesan" o maduran en el núcleo después de ser sintetizadas. Enzimas especiales escinden grandes segmentos de las porciones intermedias de las moléculas precursoras del mRNA que fueron transcritos a partir de los intrones. Los segmentos restantes, aquellos que fueron transcritos a partir de los exones,

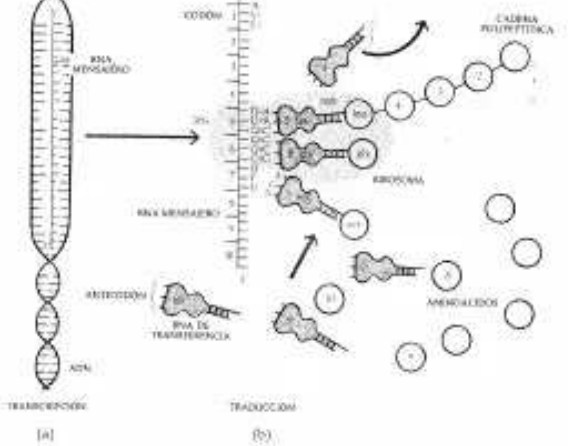
8-9
Un gen bacteriano en acción. La microfotografía (izquierda) muestra distintas cadenas de mRNA que se están formando simultáneamente. (Las cadenas se representan en color en el diagrama de la derecha.) La cadena más larga fue la primera que empezó a sintetizarse. A medida que la cadena de mRNA se separa del segmento cromosómico activo (la molécula de DNA), los ribosomas se unen a la cadena de mRNA, traduciéndola en proteínas. Las moléculas de proteína no son visibles en la microfotografía.



8-10
Una visión esquemática de los procesos de transcripción y traducción.
(a) Durante la transcripción, una cadena de la hélice de DNA sirve de

diante el anticodón del tRNA) a las tres bases siguientes (el codón) del mensaje. El grupo amino del aminoácido entrante cede un protón al ribosoma y forma un enlace peptídico con la cadena peptídica en crecimiento. Como resultado, esta cadena está ahora unida al

cen muchos casos de *inducción* enzimática provocado por sustratos ricos en energía. En otros casos, los enzimas implicados en la síntesis de determinados aminoácidos o de otros metabolitos no son producidos por la célula cuando ese aminoácido está presente; esta *repre-*



mitad para la síntesis de una molécula complementaria de RNA mensajero (mRNA). (b) Durante la traducción, tres clases distintas de RNA interactúan con un grupo específico de enzimas y de proteínas para generar la formación de una nueva cadena polipeptídica. El RNA ribosómico (rRNA) es un componente de los ribosomas, en los cuales tiene lugar la síntesis polipeptídica. Los ribosomas bacterianos contienen una subunidad grande (50S) y una pequeña (30S). El RNA de transferencia (tRNA) hace que se inserten los aminoácidos correctos en la cadena polipeptídica en desarrollo. El RNA mensajero (mRNA) transporta la información contenida en un gen hasta el ribosoma. La información se codifica mediante grupos de tres nucleótidos, cada grupo especifica un aminoácido particular. Cada codón es reconocido por un anticodón complementario de una molécula de RNA de transferencia que previamente se asoció con su aminoácido particular. En esta figura la mayoría de los aminoácidos están representados por círculos numerados; el aminoácido glicina (gly) se acaba de unir a su lugar en el ribosoma mediante el correspondiente RNA de transferencia. Formará un enlace peptídico con la leucina (leu), alargando, de este modo, la cadena polipeptídica en un aminoácido. El ribosoma, luego, se mueve una distancia igual a la longitud del codón a lo largo del RNA mensajero para entrar en la posición del RNA de transferencia que transporta la serina (ser).

son empalmados entre sí para formar el mRNA eucariótico maduro, que pasa del núcleo al citoplasma. El mRNA maduro de los eucariotas es a menudo similar en tamaño al mRNA de las bacterias.

Parece ser que esto no sólo ocurre en los mRNA, sino que también los rRNA y los tRNA son inicialmente transcritos a partir de los cromosomas eucarióticos en forma de grandes moléculas precursoras que sufren procesos enzimáticos extensivos y altamente específicos. Esto sugiere que en los genes eucarióticos hay importantes secuencias no relacionadas con el RNA funcional o con la proteína finalmente sintetizada, sino que tienen otra función en la transcripción genética.

En los eucariotas, por lo tanto, el mRNA que sirve de molde para la síntesis proteica se ensambla a partir de los segmentos del precursor de mRNA transcrito directamente a partir del DNA cromosómico. Tanto en bacterias como en eucariotas la información fluye desde el gen a la cadena polipeptídica pasando por la molécula de mRNA –el "dogma central" de la genética–. En los eucariotas, sin embargo, el proceso de transcripción añade un nivel extra de complicación: gen → transcripción primaria → mRNA → cadena polipeptídica.

Traducción del mRNA a proteína

En la traducción de una molécula de mRNA, la secuencia de codones se lee desde el extremo 5′ al extremo 3′ de la molécula, como ocurre en la duplicación de la cadena de DNA (Figura 8-10). La primera porción de la molécula de mRNA está implicada en la dirección del proceso que la une a los ribosomas. En las bacterias, la subunidad pequeña de los ribosomas, que tiene un tRNA especial que codifica la *N*-formilmetionina, recorre la molécula de mRNA hasta encontrar el codón (AUG) específico de la *N*-formilmetionina; entonces, la unidad pequeña del ribosoma une la molécula de *N*-formilmetionina en un lugar especial del ribosoma, formando un complejo de iniciación. Los eucariotas no emplean los codones AUG para señalar el inicio de la síntesis polipeptídica, en cambio, emplean una forma química modificada de la guanina denominada 7-metilguanina.

En las bacterias y los eucariotas, el extremo en crecimiento de la cadena proteínica se une al complejo ribosoma-mRNA por una molécula de tRNA (Figura 8-10). El siguiente aminoácido, unido a su molécula de tRNA específica, entra en el complejo y se une (me-

complejo tRNA-aminoácido que acaba de entrar, mientras que el tRNA desde el cual se liberó el polipéptido queda libre para disociarse. El ribosoma continúa moviéndose a lo largo del mRNA de codón en codón, llevando consigo la cadena polipeptídica. Cada vez que se mueve, se añade otro aminoácido y el proceso se repite.

La síntesis de una cadena polipeptídica finaliza cuando el ribosoma encuentra una de las tres señales de finalización, o codones de "stop": UAA, UAG o UGA. Estos codones sin sentido no especifican aminoácidos; en cambio, su presencia inicia un proceso que conduce a la ruptura del enlace que une el último aminoácido del péptido con tu tRNA. Cuando esto sucede, la síntesis proteica se detiene.

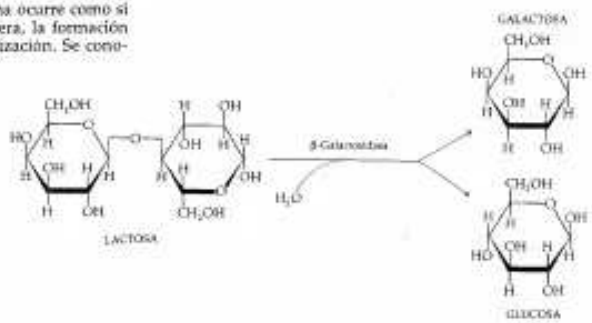
REGULACIÓN DE LA TRANSCRIPCIÓN GÉNICA

La transcripción de los genes en mRNA se halla bajo un control celular muy elaborado. Incluso en las bacterias operan muchos sistemas interconectados para regular los genes que serán transcritos y en qué extensión. Parece que los eucariotas comparten muchas de las propiedades de la regulación génica de las bacterias, aunque se conocen menos detalles de los mecanismos de control en los eucariotas.

Gracias a la investigación intensiva de algunos genes bacterianos conocemos una gran parte de cómo se regula su transcripción. Tal vez el caso mejor conocido es el del sistema lactosa (*lac*) de *Escherichia coli*. Normalmente, esta bacteria no encuentra el disacárido lactosa en su hábitat; de este modo no sintetiza los enzimas necesarios para metabolizarlo. Si se añade lactosa al medio de cultivo bacteriano, la célula empieza a producir grandes cantidades del enzima β-galactosidasa, que separa el disacárido en glucosa y galactosa, permitiendo de esta manera que la lactosa sea metabolizada (Figura 8-11).

En el funcionamiento de este sistema ocurre como si el sustrato lactosa provocara, o indujera, la formación del enzima necesario para su metabolización. Se conoció en los estudios que les valieron el Premio Nobel en 1965, desarrollaron el concepto de operón para explicar cómo las células bacterianas regulaban la biosíntesis enzimática. El operón es un grupo de genes relacionados que se encuentran alineados a lo largo de un solo segmento de DNA. El operón es una unidad de traducción; todos sus genes estructurales se expresan de manera coordinada de la misma forma que se transcriben en la misma molécula de mRNA. La región operón *lac* de *E. coli*, por ejemplo, contiene el gen para la β-galactosidasa y otros dos genes implicados en el metabolismo de la lactosa.

Los enzimas que codifican todos los genes del operón *lac* son requeridos al mismo tiempo cuando la bacteria utiliza la lactosa como alimento, y se producen todos juntos ya que se hallan en la misma molécula de mRNA. Cada una de las células que crecen en un medio con lactosa posee aproximadamente 3000 moléculas de β-galactosidasa. Esto representa cerca del tres por ciento de toda la proteína de la célula. La célula no expresa estos genes, a menos que la lactosa esté disponible, a causa de la presencia de una proteína llamada *represor*, que actúa de barrera. El represor se sitúa en un lugar del DNA entre los genes y el sitio donde la RNA-polimerasa se une al DNA. Cuando la lactosa está presente, ésta se une a la proteína represora que, como consecuencia de ello, modifica su forma y no se puede ya enlazar con el DNA. Esto deja a la polimerasa libre para moverse sin impedimento a lo largo del DNA, traduciendo los genes del operón que codifican los enzimas.



8-11
En la bacteria Escherichia coli, la degradación de una molécula de lactosa en galactosa y glucosa requiere el enzima β-galactosidasa. La β-galactosidasa es un enzima inducible; esto es, su producción está regulada por un inductor (en este caso, su sustrato), el disacárido lactosa.

En los eucariotas, los genes relacionados (operones) no se transcriben agrupados en una sola molécula de mRNA, como sucede en las bacterias. Cada mRNA citoplasmático de una célula eucariota transporta la información para un solo péptido. Sin embargo, en los

EL CONTROL DE LA DIFERENCIACIÓN MULTICELULAR

vegetales existen sistemas de control. Se han detectado mutaciones en el maíz (*Zea mays*) y en la velloritа (*Oenothera*) que causan una producción indiscriminada de grupos de enzimas.

Inhibición por retroalimentación. "Feedback"

Además de los mecanismos genéticos que cambian las funciones celulares controlando la *producción* de enzimas particulares, hay una cantidad de sistemas de control fisiológicos que trabajan por inhibición directa de retroalimentación (feedback) de los enzimas; en otras palabras, controlando la *actividad* de los enzimas.

Los sistemas de control de ajuste fino, como la inhibición por retroalimentación de productos finales, son ejemplos de *interacciones alostéricas*. La unión de una molécula particular (un efecto alostérico) en un determinado lugar de una proteína puede afectar a las débiles interacciones que determinan su estructura terciaria (ver página 54) por lo que la conformación de la proteína puede ser modificada. Cuando una molécula proteica sufre un cambio de forma, un segundo sitio, tal vez un sitio que determina la función enzimática de la proteína, puede verse también alterado. Las interacciones de este tipo pueden controlar los niveles de determinadas clases de actividades enzimáticas de las células, intensificando de este modo su función efectiva. La unión de la lactosa a la proteína represora, discutida anteriormente, provoca un cambio alostérico en la proteína. El efecto alostérico es, en algunos casos, el producto final de una vía metabólica que empieza con la reacción catalizada por el enzima considerado.

EL CONTROL DEL DESARROLLO EN LOS VEGETALES

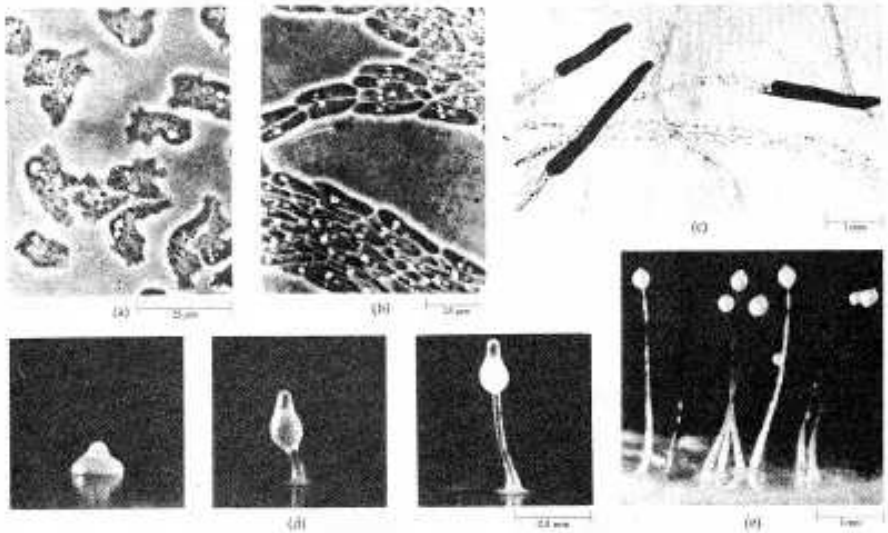
Los procesos genéticos discutidos hasta ahora son los responsables últimos de las características de un determinado organismo. Sin embargo, el desarrollo y la diferenciación son necesarios para culminar todas las características específicas de un organismo maduro. La *diferenciación* es aquel proceso por el cual una célula o tejido poco especializado sufre cambios progresivos para adquirir una función y una estructura más especializadas. El desarrollo implica la organización de los complejos grupos de tejidos que forman el organismo maduro. Un organismo maduro consiste en un complejo aparato de muchos tipos distintos de tejidos con unas interrelaciones fisiológicas y morfológicas precisas. En fin, es todo aquello que se origina de una misma célula, que en los organismos diploides es el huevo fertilizado, o *zigoto*. A medida que se organizan tejidos cada vez más complejos, es necesario un mayor control del desarrollo.

La diferenciación es el proceso del desarrollo por el cual una célula o tejido poco especializado sufre cambios progresivos para adquirir una función y estructura específicas. Este proceso es el punto culminante de la expresión genética en la formación de un organismo maduro. Un sistema bien estudiado que ilustra este proceso es el del hongo acrasial *Dictyostelium discoideum*. Su ciclo vital nos muestra de qué manera las influencias externas también afectan al desarrollo de los tejidos y a las características celulares.

Los acrasiales se encuentran usualmente en forma de células ameboides, o mixamebas, de vida libre, que se alimentan de bacterias rodeándolas e incluyéndolas (ver Figura 4-11, página 65). Se reproducen por división celular y muestran una baja diferenciación morfológica hasta que han agotado la provisión de bacterias. En respuesta a la falta de alimento, los acrasiales producen esporas, pero no de una manera simple. Las células individuales primero se agregan para formar una masa móvil parecida a una babosa, llamada *pseudoplasmodio*, que emigra a un nuevo lugar antes de desarrollar y desprender las esporas. Este es un maravilloso avance en el desarrollo, que asegura que las nuevas esporas no serán liberadas en los viejos hábitats en los cuales las bacterias se habían agotado.

La agregación de las mixamebas se inicia cuando una o más células hambrientas empiezan a segregar al medio adenosín monofosfato cíclico (cAMP), el cAMP se difunde hacia fuera y establece un gradiente de concentración que provoca que las células de los alrededores se dirijan hacia la célula que segrega el cAMP. Las células secretoras son estimuladas a emitir un nuevo "pulso" de cAMP después de un período aproximado de cinco minutos. Al menos tres oleadas de células son reclutadas de esta manera. A medida que las células se acumulan junto al centro de agregación sus membranas celulares se vuelven viscosas, lo que provoca la adherencia de unas a otras y resulta en la formación de un pseudoplasmodio rodeado de una vaina celulósica.

El destino de una célula individual en el desarrollo posterior depende de su posición en la agregación. Las primeras células que formaron el agregado usualmente darán lugar a la porción anterior del pseudoplasmodio, mientras que aquellas células agregadas en el último momento formarán la base. Cuando la migración cesa, las células de la región apical forman el pie del cuerpo fructífero en desarrollo. Las células posteriores del pseudoplasmodio se mueven entonces hacia el ápice del pie y se transformarán en esporas. Eventualmente, el disco basal y las células del pie mueren, siendo así las esporas



dispersadas. Si caen en un suelo húmedo y cálido, germinarán. Cada espora dará lugar a una sola mixameba, y el ciclo se repetirá. Ver también el Capítulo 14.

De este modo, aún este sistema eucariótico relativamente simple realiza un reconocimiento tisular, una migración celular diferencial y una muerte celular localizada. Sistemas mucho más complejos, con un control más preciso, caracterizan la diferenciación celular de las plantas.

(a) *Amebas en fase de nutrición. El área gris brillante del centro de cada célula representa el núcleo, y las áreas blancas son vacuolas contráctiles.* (b) *Amebas agregándose. La dirección en la que se mueve el flujo está indicada por una flecha.* (c) *Pseudoplasmodios en migración, cada uno formado por muchas amebas. Cada una de las masas parecidas a babosas depositan una gruesa vaina mucilaginosa, que se colapsa detrás de ellas.* (d) *Al final de la migración el pseudoplasmodio empieza a ascender verticalmente, diferenciándose en un pie y en una masa de esporas suspendida en una gotícula* (e).

El proceso de desarrollo en los animales es radicalmente diferente al de los vegetales. El desarrollo animal procede de acuerdo con un plan específico de acción y en una secuencia precisa; el orden y duración son críticos para el desenlace. En cada estadio se suceden ajustes altamente específicos de las células y cambios en la expresión genética. El proceso del desarrollo animal no se ve muy afectado por el ambiente exterior; una vez que el animal se ha desarrollado el proceso finaliza.

Por otro lado, en los vegetales el proceso de desarrollo es continuo; las plantas se desarrollan a lo largo de toda su vida. Su desarrollo se ve directamente afectado por las influencias externas (que son mínimas en los animales) y por las internas. La diferenciación específica de los tejidos vegetales se encuentra bajo el control de hormonas, cuya producción es sensible a los cambios ambientales (ver Capítulo 24). La capacidad de las plantas para responder a los estímulos externos contribuye a que el desarrollo de los individuos sea el apropiado a su hábitat particular. Este es un factor importante en vista de la incapacidad de las plantas para buscar unas condiciones más favorables moviéndose de un lugar a otro.

En las plantas, la mayoría de las diferenciaciones son reversibles, siempre y cuando las células diferenciadas mantengan los protoplastos vivos y nucleados y no hayan desarrollado una pared secundaria. Esto está

ban en el medio turbulento, los grupos de células no continuaban diferenciándose, pero si eran transferidos a un medio sólido, que en estos experimentos era agar, algunos grupos desarrollaban tallos (Figura 8-12). Si

genética. Dichos efectos maternos hacen que híbridos idénticos difieran según qué organismo ha actuado como madre.

De forma similar, los gradientes químicos dentro de las células, esto es, cambios en la concentración de una

senrollar las vueltas del DNA, separar localmente la doble hélice, y añadir nuevas bases a cada una de las dos cadenas separadas.

La información genética del DNA no se expresa directamente sino que se transfiere mediante el RNA mensajero

correlacionado con la falta de un plan de desarrollo rígido en las plantas. Tal reversibilidad es raramente posible en los animales.

La reversibilidad del desarrollo de las plantas puede ilustrarse con datos experimentales. El botánico alemán Gottlieb Haberlandt sugirió a principios de 1902 que todas las células vivas de una planta eran *totipotentes*; esto es, que cada una de ellas poseía el potencial para transformarse en otra clase de célula vegetal. Haberlandt creía que debería ser posible desarrollar una planta madura entera a partir de una simple porción de un tejido vegetal, o incluso de una sola célula, pero él nunca fue capaz de llevarlo a cabo. De hecho, pasaron más de cincuenta años hasta que se comprobó que su hipótesis era esencialmente correcta.

De hecho el problema residía en el desconocimiento de las sustancias que debían añadirse al medio en el cual la planta debía crecer. En 1958, el fisiólogo vegetal F.C. Steward de la Cornell University aisló pequeños trozos de tejido floemático de la raíz de zanahoria (*Daucus carota*) y los situó en un medio de cultivo líquido dentro de un frasco en rotación. El medio contenía sacarosa y los minerales necesarios para el crecimiento vegetal (Capítulo 26), así como ciertas vitaminas, que son sustancias orgánicas que las plantas no pueden producir. Otras sustancias son, sin embargo, necesarias para el proceso de crecimiento y diferenciación. Steward las suministró en leche de coco, rica en componentes del crecimiento vegetal, aunque la naturaleza de estos compuestos no se conocía.

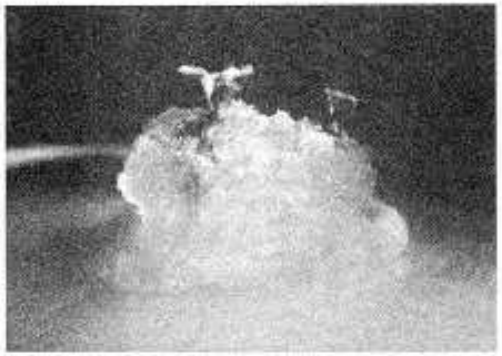
En el frasco de rotación, las células individuales se separaban continuamente de la masa celular en crecimiento y flotaban libremente en el medio. Estas células individuales eran capaces de crecer y dividirse. Poco después, Steward observó que muchos de estos nuevos grupos celulares habían desarrollado raíces. Si se dejaban en el medio, estos grupos eran entonces trasplantados al suelo, las pequeñas plantas producían hojas, florecían y desarrollaban semillas.

Estos resultados indicaban que al menos algunas de las células del tejido floemático diferenciado contenían aún todo el potencial genético para el desarrollo completo de la planta, aunque éste no fuera expresado. Estos experimentos también ilustraban el hecho de que tales células diferenciadas eran capaces de expresar porciones de su potencial genético que previamente no habían expresado cuando las señales ambientales adecuadas que desencadenan determinados modelos de desarrollo estaban presentes. (El control hormonal de tales modelos de diferenciación se discute en el Capítulo 24.) Con la obtención de estos resultados, Steward confirmó finalmente la hipótesis de Haberlandt.

La forma y estructura de un organismo funcional y maduro viene determinada por el plan de acción que contiene sus genes. Sin embargo, las características por las cuales un organismo alcanza su total expresión se logran sólo gracias a los complejos procesos de diferenciación y desarrollo. Los procesos son dirigidos por la interacción de los productos de los genes en el curso de su evolución.

Influencia del citoplasma en la diferenciación

En muchos organismos los componentes citoplasmáticos juegan un papel directo en la diferenciación celular; éstos incluyen orgánulos como los plastos y las mitocondrias, que contienen sus propios complementos de DNA (ver páginas 21 y 23). Cuando estos orgánulos se reparten desigualmente entre las células hijas durante la división celular, las líneas celulares resultantes pueden correr una suerte muy distinta. Esta es la causa de muchos "efectos maternos" citados en la literatura



8-12
Dos yemas formándose sobre un tejido indiferenciado (callo) de geranio tratado con dos hormonas, auxina y citocinina. El callo de determinados tipos de plantas continuará creciendo como un tejido indiferenciado, o como raíces, o como yemas, dependiendo de las proporciones relativas de las hormonas.

sustancia en diferentes partes de una célula, tienen un papel importante en la diferenciación. Por ejemplo, en el alga parda *Fucus* (ver Figura 15-9c, página 258), en el zigoto se establece un gradiente de partículas nutritivas insolubles por acción de la gravedad, o posiblemente por fuerzas electroquímicas. Este gradiente determina la posición del huso mitótico en la primera división del zigoto, estableciendo dos líneas celulares distintas desde la primera división celular del individuo. Divisiones celulares desiguales pueden también ser de una importancia fundamental para la separación de diferentes tipos de elementos peesentes en el citoplasma y para determinar el destino de las líneas celulares resultantes.

En las células animales y vegetales muchas sustancias se difunden continuamente a distintas velocidades y en diferentes direcciones, y tejidos de varias clases están a menudo empaquetados juntos muy próximos entre sí. A causa de estas interrelaciones, pueden ser comunes ciertos efectos similares a los analizados en *Fucus* y en otros organismos más simples. No sólo los gradientes de las células y de los tejidos conducen a un sutil control de los procesos de desarrollo, sino que también la diferenciación de cada una de las células puede verse determinada por su posición en el cuerpo del vegetal o animal en desarrollo. Algunas formas en que las hormonas y otros factores interactúan en el desarrollo vegetal se discuten en la Sección 6.

RESUMEN

La clave molecular para la comprensión del proceso de la herencia fue desarrollada a principios de 1950 con el descubrimiento del papel del DNA. Una gran diversidad de evidencias indicaban de forma clara que la información genética residía en el DNA, y la descripción de James Watson y Francis Crick en 1953 de la estructura en doble hélice del DNA, con su apareamiento complementario de las bases, dio un modelo molecular. Esto condujo a avances rápidos en nuestro conocimiento, y los trabajos descritos el funcionamiento íntimo de la maquinaria genética celular puede ahora ser descrito con un detalle sorprendente.

El DNA se replica mediante la síntesis de una copia complementaria de cada una de las dos cadenas de la doble hélice. Distintos enzimas actúan coordinadamente para de-

(mRNA). Las largas moléculas de mRNA se sintetizan por apareamiento complementario de bases a lo largo de una cadena de la hélice de DNA y luego son transportadas hacia los ribosomas citoplasmáticos. Este proceso, denominado transcripción, se halla bajo un rígido control genético. Cada secuencia de tres nucleótidos en la molécula de mRNA representa el codón para un aminoácido específico.

En los ribosomas, el mRNA se combina con una serie de pequeñas moléculas denominadas RNA de transferencia (tRNA), que se encuentran unidas a aminoácidos específicos. Cada tRNA posee una secuencia de tres bases (anticodón), complementaria de un codón del mRNA. El tRNA adecuado adapta su anticodón sobre el siguiente codón del mRNA y, guiado por el ribosoma, transfiere su aminoácido específico al final de la cadena peptídica en crecimiento. Entonces, el aminoácido se une a la cadena por un enlace peptídico formado por los enzimas del ribosoma. Este proceso se denomina traducción.

Cada uno de los 20 aminoácidos tiene uno o más codones que lo codifican. La secuencia de aminoácidos de una proteína viene determinada por la secuencia de codones de la molécula de mRNA que dirige su síntesis. La secuencia de codones de cada molécula de mRNA depende fundamentalmente de la secuencia de bases en el DNA a partir del cual el mRNA ha sido transcrito. La mayoría de los aminoácidos están especificados por tres o cuatro codones alternativos, cada uno con un tRNA específico distinto.

No toda la información que contienen los genes está referida a la secuencia de las proteínas. Mucha de la información genética del mRNA en el núcleo eucariótico se transcribe a partir de unos segmentos de DNA llamados intrones; estos segmentos de mRNA son escindidos antes de llegar al citoplasma. Los restantes segmentos de mRNA, transcritos a partir de porciones de DNA denominados exones, son empalmados todos juntos en el núcleo antes de salir al citoplasma.

La regulación de la expresión de un sencillo sistema génico de bacterias, como lo es el sistema lac de *Escherichia coli*, es directa; un sistema activa la transcripción en presencia del sustrato potencial, el "inductor" lactosa, mientras que otros detienen la transcripción en presencia de un exceso de producto, glucosa. En los eucariotas, las secuencias del proceso son más complejas.

En las plantas, la transcripción genética está organizada en bloques, que corresponden cada uno de ellos a un modelo distinto de diferenciación celular. La elección de un determinado modelo está influida por el medio ambiente y puede ser reversible. En principio, cada célula vegetal diferenciada que retenga el protoplasto con un núcleo puede ser "desdiferenciada" e inducida a producir una planta completa.

CAPÍTULO 9

cional. Estas divisiones dan lugar a cuatro núcleos hijos, cada uno de los cuales contiene la mitad del número de cromosomas del núcleo original. En los vegetales, la meiosis se da en la formación de esporas en las flores, los estróbilos o en estructuras similares; la mi-

tiene el aspecto de un filamento y es continua en toda su longitud. Estamos, pues, ante un extraordinario empaquetamiento, ya que la molécula de DNA, desplegada, puede llegar a medir varios centímetros de longitud.

Genética de los organismos eucariotas

9-1
Gregor Mendel (1822-1884), de pie, a la derecha en la fotografía, sosteniendo en la mano una fucsia, llevó a cabo sus estudios en el jardín de un monasterio austríaco. Su trabajo en el campo de la genética, que fue ignorado e incomprendido mientras vivió, fue redescubierto en 1900.

Gran parte de las investigaciones sobre los mecanismos moleculares de la herencia se han realizado en bacterias; en este capítulo abordaremos la genética de los organismos eucariotas, principalmente de los vegetales. La rama de la genética tratada aquí, que se ocupa de caracteres relativamente obvios y de su control genético, normalmente se denomina genética mendeliana, en reconocimiento al trabajo de Gregor Mendel (Figura 9-1). Mendel estableció las leyes fundamentales de la genética en 1865, pero sus descubrimientos no fueron plenamente apreciados hasta 30 años después.

También examinaremos las relaciones e implicaciones de la genética mendeliana con la teoría evolutiva. La obra monumental que escribió Charles Darwin acerca de la evolución, *El origen de las especies**, fue realizada sin conocimiento de los estudios de Mendel, aunque ambos preeminentes científicos realizaron su actividad en la misma época. A pesar de ello el estudio de la evolución a finales del siglo veinte se basa casi tanto en los principios desarrollados por Mendel y sus seguidores, como en los desarrollados por Darwin.

EUCARIOTAS FRENTE A PROCARIOTAS

Una de las mayores diferencias entre eucariotas y procariotas (bacterias) es que la mayoría de los organismos eucarióticos presentan reproducción sexual, un proceso que no existe en las bacterias. A pesar de que algunos eucariotas no se reproducen sexualmente, es evidente que la mayoría de tales organismos han perdido la capacidad para hacerlo en el curso de su historia evolutiva.

La reproducción sexual implica una alternancia regular entre meiosis y singamia. La *meiosis* es el proceso de división nuclear en el cual el número de cromosomas se reduce del número diploide (*2n*) al haploide (*n*). Durante la meiosis el núcleo de la célula diploide sufre dos divisiones, una de las cuales es una división reductora, los cromosomas o en estructuras similares; la mayoría de las plantas que habitualmente observamos, con la excepción de los musgos y las hepáticas, son diploides. La *singamia*, o fertilización, es el proceso mediante el cual dos células haploides (gametos) se fusionan para formar un zigoto diploide. La singamia, por lo tanto, restablece el número de cromosomas diploide.

Todos los organismos que trataremos en este capítulo son diploides en la mayor parte de su ciclo vital. Los organismos diploides tienen dos dotaciones de cromosomas, cada una de las cuales deriva de un progenitor. Los cromosomas similares que forman parejas en el curso de la meiosis se llaman cromosomas homólogos, o sencillamente *homólogos*. La interacción de los productos indirectamente derivados a partir de los genes de cada una de las dotaciones de cromosomas determina las características genéticas de la planta o del animal diploide en su madurez.

*El título completo del tratado de Darwin es *El origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida.*

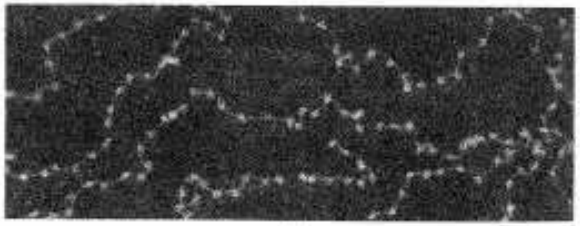
ESTRUCTURA DE LOS CROMOSOMAS EUCARIÓTICOS

Los cromosomas de los eucariotas están formados por DNA y proteína, que en conjunto constituyen la cromatina. La mayoría de los cromosomas tienen aproximadamente un 75 por ciento de DNA y un 25 por ciento de proteína. La cantidad total de DNA de un cromosoma individual varía ampliamente, tanto entre especies como dentro de una misma especie; esta variación se refleja en las grandes diferencias de tamaño de los cromosomas. Durante los períodos de síntesis de proteína (interfase), también hay RNA asociado a los cromosomas. Cada cromosoma eucariótico está formado por una sola molécula de DNA de doble cadena que forma complejos con diversas proteínas, la mayoría de las cuales son histonas: proteínas con carga positiva debido a la alta concentración de los aminoácidos arginina y lisina que presentan (ver Figura 3-14, página 52). La mayoría de las histonas están constituidas por 100 a 130 aminoácidos, con unos 20 a 40 residuos de lisina y arginina agrupados en un extremo de la molécula. En contraste con las histonas, la doble hélice de DNA está cargada negativamente, debido a sus grupos fosfatos exteriores. La interacción entre estas moléculas de carga opuesta forma estructuras corpusculares llamadas *nucleosomas* (Figura 9-2a). Estudios recientes han demostrado que estos "corpúsculos" son elipsoidales, de unos 110 angstroms de longitud y 65 a 70 angstroms de grosor. Cada nucleosoma está formado por un octámero (complejos de ocho moléculas) de cuatro histonas diferentes, con la hélice de DNA que envuelve el octámero de forma parecida a un muelle o resorte. Dentro de cada nucleosoma, el DNA está eficazmente empaquetado y protegido de la degradación enzimática.

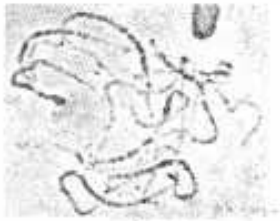
Entre los nucleosomas hay filamentos de DNA con proteínas no histónicas unidas a ellos. Estas proteínas pueden ser muy diversas. Entre ellas hay reguladores de la transcripción de genes específicos, enzimas implicados en la modificación de ácidos nucleicos y otras proteínas, así como proteínas que determinan la estructura de los cromosomas y del núcleo.

Algunas porciones de los cromosomas están empaquetadas en una forma extremadamente densa llamada *heterocromatina*. El resto de la cromatina, que se condensa en la interfase, se llama *eucromatina*. La organización condensada de la heterocromatina evita la transcripción de mRNA; incluso la expresión de los genes eucromáticos frecuentemente se inhibe si éstos se encuentran cerca de una región heterocromática.

Durante el inicio de la meiosis o de la mitosis, la eucromatina se condensa. El DNA inicialmente se



(a)



(b)

9-2
(a) Fotografía al microscopio electrónico de nucleosomas y de los filamentos de DNA que los conectan entre sí, realizada a partir de un eritrocito (glóbulo rojo) de gallina. Los nucleosomas (estructuras que parecen cuentas de un collar) tienen aproximadamente 1 nanómetro de diámetro. (b) Microfotografía de los cromosomas durante la meiosis en Homozonia pungens. Las estructuras corpusculares visibles a lo largo de los cromosomas apareados son cromómeros o regiones de cromatina agregada.

agrega en una serie de "espirales" apretadas que están separadas por regiones no espiralizadas. Estas zonas espiralizadas, o *cromómeros*, son mucho mayores que los nucleosomas y pueden ser observadas en el micros-

to recibe el nombre de sinapsis y los pares de cromosomas homólogos asociados se denominan *bivalentes*.

Durante la profase I, los filamentos apareados se van contrayendo progresivamente y, en consecuencia, los

copio óptico (Figura 9-2b). Se forman esferoides todavía más grandes en determinadas fases de la división nuclear (ver Figura 8-1, página 116).

MEIOSIS

La meiosis sólo tiene lugar en algunas células diploides especializadas y en determinados momentos del ciclo biológico de un organismo dado. Mediante la meiosis y la citocinesis, una célula diploide da lugar a cuatro células haploides, ya sean gametos o esporas. Un *gameto* es una célula que se une a otro gameto para formar un zigoto diploide. El zigoto, a continuación, puede dividirse, ya sea meióticamente, para formar cuatro células individuales haploides, ya sea mitóticamente para formar un organismo pluricelular diploide. Si se forman células haploides, éstas pueden actuar (1) como organismos haploides independientes y unicelulares, o (2) como gametos, en cuyo caso pueden unirse mediante singamia. Si se forma un organismo diploide pluricelular, en la mayoría de los casos acabará produciendo esporas o gametos haploides mediante la meiosis. Una *espora* es una célula que puede dar origen a todo un organismo sin que necesite unirse a otra célula. Las esporas suelen dividirse mitóticamente, produciendo un organismo pluricelular enteramente haploide y que en su momento puede producir gametos por mitosis (ver Figura 10-11, página 163).

Primera división meiótica

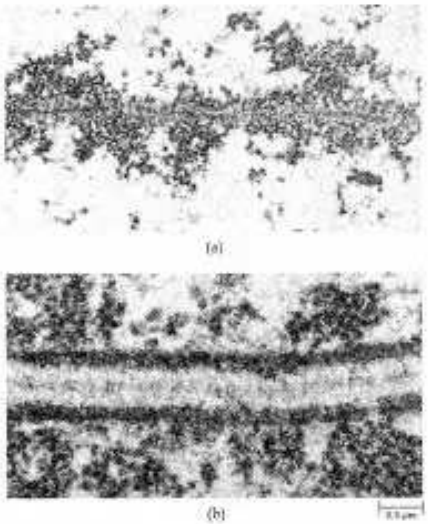
La meiosis consiste en dos divisiones nucleares sucesivas. La Figura 9-6 ayuda a seguir los pasos de este proceso, que pasaremos a describir a continuación.

En la *profase I* (profase de la primera división meiótica) los cromosomas (presentes en número diploide) se hacen visibles en forma de largos y finos filamentos. Al igual que en la mitosis (ver Capítulo 2), los cromosomas ya se han duplicado durante la interfase precedente. En consecuencia, al comienzo de la profase I, cada cromosoma consiste en dos cromátidas idénticas unidas por el centrómero. Sin embargo, en esta fase inicial de la meiosis, cada cromosoma tiene el aspecto de ser una sola unidad (en realidad son dos).

Antes de que las cromátidas se hagan aparentes, los cromosomas homólogos se aparean entre sí. Este apareamiento es muy preciso, iniciándose en uno o más lugares a lo largo del cromosoma y prosiguiendo como si fuera una cremallera, de forma que las porciones similares de los cromosomas homólogos quedan próximas entre sí. Cada homólogo proviene de un progenitor diferente y consta de dos cromátidas idénticas. Por lo tanto, un par de homólogos consta de cuatro cromátidas. El apareamiento de los cromosomas homólogos es una fase imprescindible de la meiosis; este proceso no puede darse en las células haploides ya que en ellas los homólogos no existen. Este proceso de apareamiento

cromosomas se acortan y se engrosan. Con la ayuda del microscopio electrónico se puede identificar en cada cromosoma un eje central densamente teñido y formado por proteínas (Figura 9-3a). Mediada la profase, los ejes centrales de un par de cromosomas homólogos se disponen tan juntos que la distancia entre ambos es inferior a 0,1 micrómetro. Forman un *complejo sinaptinémico* (Figura 9-3b).

Si el material es favorable, se puede ver ahora que cada eje central es doble; es decir, cada bivalente está formado por cuatro cromátidas, dos por cromosoma. Mientras existe el compejo sinaptinémico, algunas porciones de las cromátidas se rompen momentáneamente y se vuelven a unir con los segmentos correspondientes de sus cromátidas homólogas. Este *entrecruzamiento* (crossing-over) proporciona unas cromátidas comple-



9-3
(a) *Fragmento de un cromosoma de Lilium durante la fase inicial de la profase I, antes del apareamiento. Obsérvese el cuerpo central denso. Este eje, que está formado principalmente por proteínas, puede disponer adecuadamente del material genético del cromosoma y prepararlo para el apareamiento y el intercambio genético.* (b) *Complejo sinaptinémico en un bivalente de Lilium. Solamente son visibles dos de los cuatro cromátidas.*

9-4
Cromosomas apareados de un saltamontes (Chorthippus parallelus) *en los que se puede apreciar la variación en el número de quiasmas.*

9-5
Huso nuclear en una célula madre del polen de trigo (Triticum aestivum) *durante la metafase I de la meiosis.*

tas, pero con una combinación génica diferente de la original. En la Figura 9-4 se aprecia con claridad que el entrecruzamiento existe realmente; la configuración en X se llama *quiasma*.

Conforme va progresando la profase I, el complejo sinaptinémico deja de existir. Finalmente, la membrana nuclear se rompe. El nucleolo generalmente desaparece al quedar temporalmente suspendida la síntesis de RNA. Por último, los cromosomas homólogos parecen sufrir un proceso de repulsión. Sin embargo, sus cromátidas permanecen unidas por los quiasmas. Estas cromátidas se separan muy lentamente. Cuando finalmente lo hacen, algunos de los quiasmas se deslizan hacia el extremo del brazo del cromosoma. Puede haber uno o más quiasmas en cada uno de los brazos del cromosoma o bien uno solo en todo el bivalente. El aspecto de un bivalente en particular puede variar mucho, dependiendo del número de quiasmas presentes (Figura 9-4).

En la *metafase I*, el huso nuclear (un eje de microtúbulos similar al que actúa en la mitosis) se hace visible (Figura 9-5). Al avanzar la meiosis, cada uno de los microtúbulos se une a los centrómeros de los cromosomas individuales en cada bivalente. Estos cromosomas apareados se desplazan entonces hacia el plano ecuatorial de la célula, donde se alinean aleatoriamente originando una configuración característica de la metafase I. Los centrómeros de los cromosomas apareados se disponen en lados opuestos de la placa ecuatorial; por el contrario, en la metafase mitótica, como hemos visto, los centrómeros de los cromosomas individuales se alinean directamente sobre la placa ecuatorial.

La *anafase I* se inicia cuando los cromosomas homólogos se separan y comienzan a moverse hacia los polos. (Obsérvese de nuevo las diferencias con la mitosis: en la anafase mitótica los centrómeros se dividen y las cromátidas idénticas se separan.) En la anafase I de la meiosis los centrómeros no se dividen y las cromátidas permanecen juntas; son los homólogos los que se separan. Sin embargo, debido a los intercambios de segmentos de cromátida que resultan del entrecruzamiento, las cromátidas no son idénticas, mientras que sí lo eran al comienzo de la meiosis.

En la *telofase I* el enrollamiento de los cromosomas se relaja, éstos se alargan y de nuevo se hacen indistinguibles. La membrana nuclear se reorganiza a partir del retículo endoplasmático y la telofase va cediendo paso gradualmente a la interfase. Finalmente, se forma el nucleolo y comienza de nuevo la síntesis de proteínas. No obstante, en muchos organismos no existe una interfase entre las divisiones meióticas I y II: sus cromosomas pasan más o menos directamente de la telofase I a la profase II de la segunda división meiótica.

Segunda división meiótica

Al iniciarse la segunda división meiótica las cromátidas todavía permanecen unidas por sus centrómeros. Esta división es similar a una división mitótica: la envoltura nuclear (en el caso de que se haya vuelto a formar durante la telofase I) se desorganiza y el nucleolo desaparece al final de la *profase II*. En la *metafase II* se vuelve a hacer visible el huso nuclear, y los cromosomas, que constan cada uno de dos cromátidas, se alinean con sus centrómeros sobre el plano ecuatorial. En la *anafase II* los centrómeros se dividen y se alejan, de forma que las cromátidas recientemente separadas, ahora llamadas cromosomas, se mueven hacia polos opuestos (ver Figura 8-1). En la *telofase II* las envolturas nucleares y los nucleolos se organizan de nuevo y los cromosomas compactados se relajan y entran en una interfase nuclear.

Consecuencias de la meiosis

El resultado final de la meiosis es que el material genético presente en el núcleo diploide se ha *replicado* sólo una vez, pero se ha dividido dos veces. En consecuencia, cada célula haploide recibe un número de cromosomas que es la mitad del número de cromosomas de la célula diploide original. Existen muchos organismos con un número de cromosomas mucho mayor que el de los seres humanos.

Conforme el número de cromosomas aumenta, la probabilidad de volver a reconstruir el mismo conjunto

Profase I temprana. Los cromosomas se ven como filamentos. Cada filamento es en realidad una doble cadena, compuesta por dos

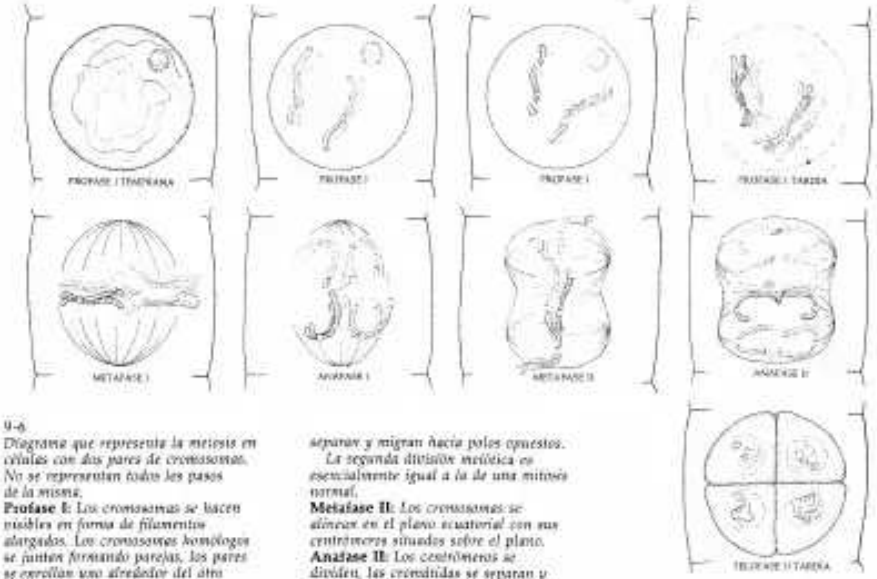
Profase II. Los cromosomas vuelven a hacerse visibles. Cada uno de ellos consta todavía de dos cromátidas. Debido al entrecruzamiento

consecuencia, cada célula tiene tan sólo la mitad del total de cromosomas del núcleo original diploide. Pero las consecuencias genéticas del proceso son todavía más importantes. En la metafase I la orientación de los bivalentes es al azar, es decir, los cromosomas procedentes de un progenitor se reparten aleatoriamente entre los dos nuevos núcleos. Además, debido al entrecruzamiento, cada cromosoma contiene frecuentemente segmentos procedentes de ambos padres. Si la célula original diploide tenía dos pares de cromosomas homólogos, $n=2$, existen cuatro formas posibles de alineaciones de los pares de cromosomas y, en consecuencia, hay cuatro maneras posibles de quedar distribuidos en las células haploides. Si $n=3$, existen 8 posibilidades; si $n=4$ éstas son 16, siguiendo la fórmula general 2^n. En los seres humanos, $n=23$ y, por lo tanto, el número de combinaciones posibles es de 2^{23}, es decir 8 388 608.

ploide original se va haciendo más pequeña. Además, la existencia de al menos un quiasma en cada bivalente hace casi imposible que cualquier célula producida por meiosis sea genéticamente igual a cualquiera de los gametos que se fusionaron para producir la línea diploide de las células que experimentan la meiosis.

La meiosis se diferencia de la mitosis en tres aspectos fundamentales (ver Figura 9-7):

1. A pesar de que el material genético sólo se replica una vez, existen dos divisiones nucleares y, en consecuencia, se forman cuatro núcleos.
2. Cada uno de los cuatro núcleos es haploide y contiene tan sólo la mitad del número de cromosomas presente en el núcleo diploide original a partir del cual se ha producido.
3. Los núcleos producidos por meiosis contienen nuevas combinaciones de cromosomas.



9-6
Diagrama que representa la meiosis en células con dos pares de cromosomas. No se representan todos los pasos de la misma.
Profase I: *Los cromosomas se hacen visibles en forma de filamentos alargados. Los cromosomas homólogos se juntan formando parejas, los pares se enrollan uno alrededor del otro y se acortan.*
Metafase I: *Los pares de cromosomas se desplazan y se disponen en la placa metafásica con sus centrómeros distribuidos equitativamente en cada uno de los lados del plano ecuatorial del huso.*
Anafase I: *Los pares de cromosomas se separan y migran hacia polos opuestos.*
La segunda división meiótica es esencialmente igual a la de una mitosis normal.
Metafase II: *Los cromosomas se alinean en el plano ecuatorial con sus centrómeros situados sobre el plano.*
Anafase II: *Los centrómeros se dividen, las cromátidas se separan y migran hacia polos opuestos del huso.*
Telofase II: *Los cromosomas han terminado su migración. Se han formado cuatro nuevos núcleos, cada uno de ellos con un número haploide de cromosomas.*
En la página contigua se muestra la meiosis en Agropyron cristatum, *n=7.*

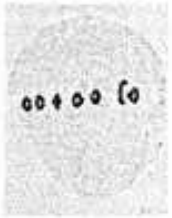
cromátidas idénticas.

las cromátidas no son idénticas entre sí.

Profase I. Los cromosomas homólogos se aparean. Esta fase representa una diferencia crucial entre la meiosis y la mitosis. Los quiasmas son visibles.

Metafase II. Los cromosomas se alinean en el plano ecuatorial de la célula con sus centrómeros en el plano.

Metafase I. Los bivalentes están alineados al azar en el plano ecuatorial de la célula, con sus centrómeros distribuidos equitativamente en cada uno de los lados del plano.



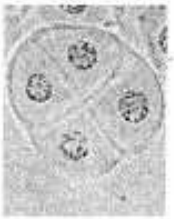
Anafase II. Los centrómeros de cada cromosoma se han dividido y las cromátidas, ahora cromosomas, migran hacia polos opuestos.

Anafase I. Los cromosomas homólogos se han separado y migran hacia polos opuestos de la célula.

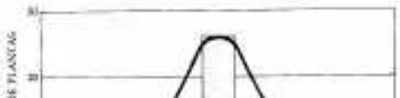
Telofase II. Los cromosomas ya se han separado completamente y se están formando nuevas paredes celulares.

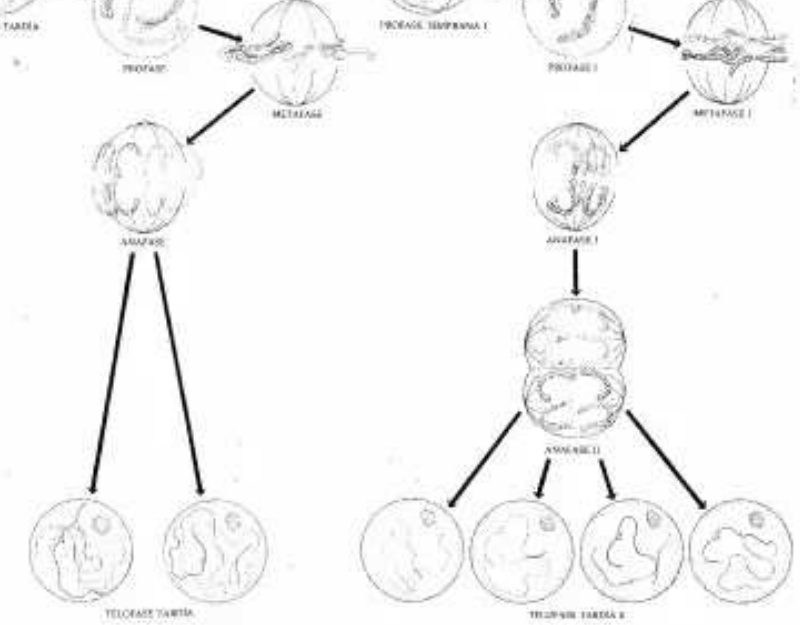
Telofase I tardía. Los cromosomas se han reagrupado en cada uno de los polos y cada célula se divide para formar dos células.

Tétrade. Con la citocinesis se completa el proceso de formación de nuevas membranas citoplasmáticas y de paredes celulares. Estas cuatro células haploides se transformarán en granos de polen.



9-8
Distribución de la longitud de la espiga en la variedad negra mexicana del maíz (Zea mays). Este es un ejemplo de un carácter fenotípico determinado por la





9-7
Comparación entre la meiosis y la mitosis.

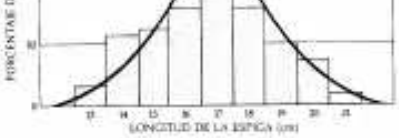
En la meiosis se producen núcleos *diferentes* al núcleo original, en contraste con la mitosis que produce núcleos con una dotación cromosómica idéntica a la del núcleo original. Las consecuencias genéticas y evolutivas del comportamiento de los cromosomas en la meiosis son profundas. Gracias a la meiosis y a la singamia, las poblaciones de organismos diploides que se dan en la naturaleza están lejos de ser uniformes; por el contrario, están formadas por individuos que difieren entre sí en muchos caracteres.

¿CÓMO SE DETERMINAN LOS CARACTERES?

El gráfico de la figura 9-8 representa la distribución de la longitud de la espiga en una muestra de plantas de una determinada variedad de maíz, pero una curva de este tipo podría representar igualmente la distribución del peso de una muestra aleatoria de alubias o la altura de una muestra de robles. Los factores ambientales, como la lluvia en el caso del maíz, podrían afectar a los valores utilizados en la confección de dicho gráfico, pero, en realidad, apenas afectan a la forma de la curva.

Las curvas de este tipo, con forma de campana, se denominan curvas "normales". Se dice que este tipo de variación es continua. La forma suave y simétrica de la curva indica que las poblaciones no pueden separarse en grupos de características totalmente opuestas. La altura de los seres humanos sigue un modelo similar. Muchas de las variaciones que se aprecian en la naturaleza son de este tipo, y los primeros estudiosos que trataron de comprender cómo se transmitían los caracteres de plantas y animales quedaron desconcertados frente a estas distribuciones. En las plantas, los componentes más importantes de la producción agrícola (tamaño, peso y altura) presentan variaciones continuas.

interacción de varios genes. Tales caracteres muestran una variación continua; si estas variaciones se representan en un gráfico, la curva tiene forma de campana, con la media situada en el centro de la curva.



En la actualidad sabemos que las distribuciones de este tipo son el resultado de la interacción combinada de muchos genes, y que pueden ser analizadas, al menos en principio, determinando el papel de estos genes.

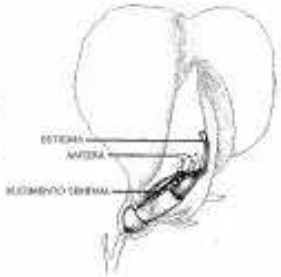
Parte de la genialidad de Gregor Mendel fue estudiar variaciones discretas, es decir caracteres cualitativos codificados por genes sencillos, en lugar de variaciones continuas, tan frecuentes en la naturaleza. Los caracteres discretos son frecuentes en las plantas, las cuales proporcionaron un excelente material para las investigaciones de Mendel; en las plantas las líneas varietales puras son comunes, los cruzamientos entre ellas son fáciles de realizar y la descendencia híbrida resultante es abundante y crece con facilidad. Estas ventajas no se pueden aplicar a muchos grupos de animales. Fijándose en casos sencillos, Mendel fue capaz de desenmarañar las complejidades que habían desconcertado a sus contemporáneos, incluso a Charles Darwin. Mendel trabajó en el jardín del monasterio de los agustinos de Santo Tomás en Brünn, Austria (la capital de Moravia, actualmente llamada Beno) y en Checoslovaquia, desde 1856 a 1863. Seleccionó cuidadosamente el objeto principal de sus experimentos, el guisante del jardín (*Pisum sativum*). Desde su juventud, Mendel había coleccionado semillas de guisante con diferentes caracteres, y hacia 1856 ya había determinado qué tipo de guisantes iba a cruzar y cuáles no.

Para sus experimentos, Mendel escogió unos caracteres bien definidos y opuestos, tales como diferencias en el color de la flor o en la forma de la semilla. A continuación, realizó un gran número de cruzamientos experimentales y analizó las relaciones numéricas entre las descendencias. Quizá, lo más importante de todo fue que estudió no sólo la primera generación sino también las subsiguientes generaciones y sus cruzamientos. Además, antes de hacer un cruzamiento entre dos tipos diferentes de guisante, obtenía líneas puras de cada uno de los rasgos en los cuales estaba interesado; esto era fácil de conseguir puesto que en el guisante de jardín la autopolinización tiene lugar automáticamente (Figura 9-9). Los primeros estudiosos de la herencia no habían preparado el material de sus experiencias con tanto cuidado; sus resultados, en consecuencia, eran ambiguos y difíciles de analizar.

La interpretación de los resultados de Mendel fue sorprendentemente clara. En la tabla 9-1 se muestran los siete caracteres de las plantas de guisante que Mendel utilizó en sus experiencias. Los cruzamientos entre individuos que difieren en un solo carácter, como los que llevó a cabo Mendel, se denominan cruzamientos *monohíbridos*; aquellos que implican a dos caracteres se denominan cruzamientos *dihíbridos*. Cuando Mendel cruzó plantas que diferían en dos de estos caracteres bien diferenciados observó que, en cada caso, uno de

9-9
En una flor, el polen se forma en las anteras y las oocélulas en los rudimentos seminales. La polinización tiene lugar cuando los granos de polen, dispuestos sobre el estigma, germinan y dirigen su crecimiento hacia el rudimento seminal, donde ocurre la fecundación. En la mayoría de las especies, este proceso se lleva a cabo por granos de polen procedentes de una planta que llegan al estigma de otro individuo distinto, y a este fenómeno se le llama polinización cruzada. La oocélula fecundada, o zigoto, se desarrolla y forma un embrión dentro del rudimento seminal, y éste, junto con el embrión maduro, forman la semilla.

En la flor del guisante del jardín, el estigma y las anteras están encerrados completamente por los pétalos. Debido a que la flor del guisante, a diferencia de las de muchos otras especies de plantas, no se abre hasta después de que la polinización y la fecundación se han realizado, la planta normalmente se autopoliniza. En sus experimentos de cruzamiento de híbridos, Mendel primero abría el capullo antes de que el polen madurara y quitaba las anteras con unas pinzas. A continuación polinizaba artificialmente la flor con polen recolectado de otra planta que tenía la característica (o las características) en las cuales estaba interesado.



ellos no aparecía en la primera generación (F_1). Por ejemplo, las semillas de toda la descendencia del cruzamiento entre plantas de semillas amarillas y plantas de semillas verdes eran tan amarillas como las de los progenitores con semillas amarillas. Mendel llamó co-

rojas tenían el genotipo *WW*. Los individuos de este tipo, que tienen alelos idénticos para un lugar particular, o locus, en sus cromosomas homólogos, se denominan *homozigóticos*. Cuando se cruzan plantas con estos

Tabla 9-1 *Experimentos de Mendel con plantas de guisante*

			GENERACIÓN F_2	
CARÁCTER	DOMINANTE	RECESIVO	DOMINANTE	RECESIVO

del segundo alelo recesivo. Sin embargo, la diferenciación entre alelos dominantes y recesivos no siempre es tan clara. Por ejemplo, en los casos de *dominancia incompleta*, un carácter determinado aparece en el hetero-

progenitores con semillas amarillas, siendo este carácter dominante al carácter para semilla amarilla, así como a todos aquellos caracteres que se manifestaban en la generación F_1. A los caracteres que no aparecían en la primera generación los llamó caracteres recesivos. Cuando se permitía que las plantas de una generación F_1 se autopolinizaran, los caracteres recesivos reaparecían en la generación F_2 en una proporción aproximada de 3 dominantes a 1 recesivo (Tabla 9-1).

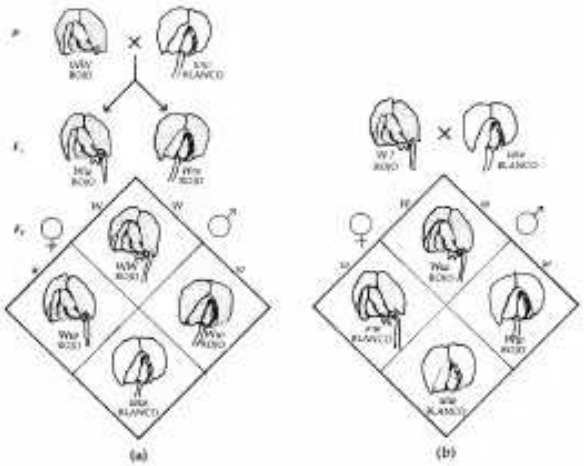
Estos resultados pueden ser comprendidos fácilmente si tenemos en cuenta las características de la meiosis, un fenómeno que era desconocido en el momento en que Mendel realizó sus estudios. Los caracteres de los organismos diploides están determinados por las interacciones entre alelos. Un *alelo* es una de las dos o más formas alternativas de un mismo gen. Los alelos ocupan el mismo lugar, o locus, en los cromosomas homólogos.

Consideremos el cruzamiento entre una planta de flor blanca y otra de flor roja. El alelo para el color blanco de la flor, que es un carácter recesivo, se indica con la letra minúscula *w*. El alelo opuesto que da el color rojo de la flor, que es un carácter dominante, se indica con la letra mayúscula *W*. En las estirpes puras de guisantes de jardín con las que Mendel trabajó, los individuos con flores blancas tenían una constitución genética, o *genotipo*, *ww*. Los individuos con flores

Forma de la semilla (7)	Liso	Rugoso	5474	1850
Color de la semilla (1)	Amarillo	Verde	6022	2001
Posición de la flor (4)	Axial	Terminal	651	207
Color de la flor (1)	Rojo	Blanco	705	224
Forma del capullo (4)	Inflado	Apretado	882	299
Color del capullo (5)	Verde	Amarillo	428	152
Longitud del tallo (4)	Alto	Enano	787	277

Los números que hay a continuación de los nombres de los caracteres indican el cromosoma en el cual se localiza cada carácter (ver página [illegible]).

9-10
(a) Cruzamiento entre una planta de guisante con dos alelos dominantes para las flores rojas (WW) y una con dos alelos recesivos para las flores blancas (ww). El fenotipo de la descendencia en la generación F_1 es rojo, pero el genotipo es Ww. La generación F_2 se muestra en el diagrama inferior. El alelo W, al ser dominante, determina el aspecto, o fenotipo, de la flor. Sólo cuando la descendencia recibe un alelo w de cada uno de los progenitores produciéndose un genotipo ww, aparece el fenotipo de carácter recesivo (flores blancas). La proporción de fenotipos dominantes a recesivos en la generación F_2 es, por lo tanto, de 3 a 1, tal y como cabe esperar. La proporción genotípica es de 1 a 2 a 1. (b) Cruzamiento de prueba entre una planta de guisante con flores rojas y otra con flores blancas. A pesar de que la planta con flores rojas es fenotípicamente idéntica a la planta WW vista en (a), el resultado de la prueba revela que es heterozigótica (Ww) para este gen; sólo un genotipo parental heterozigótico podría producir los genotipos observados en la descendencia. En este caso, la proporción genotípica es de 1 WW a 1 Ww.



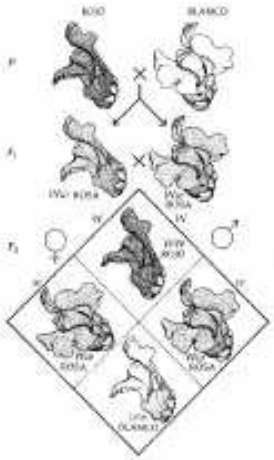
herencia dependiendo de si estos genes están localizados en el mismo cromosoma o en cromosomas diferentes. Consideremos en primer lugar el caso relativamente simple en que los genes están localizados en

tenido como una forma intermedia entre las formas visibles de los dos homozigotos ya que la acción de uno de los alelos no llega a enmascarar completamente la acción del otro.

Por ejemplo, en las bocas de dragón, un cruzamiento entre una planta de flores rojas y otra de flores blancas produce una con flores rosadas. Cuando se cruzan entre sí los individuos de la generación F_1, los caracteres se segregan de nuevo y el resultado es la proporción de una planta de flores rojas (homozigótica), dos de flores rosadas (heterozigóticas) y una planta de flor blanca (homozigótica) (Figura 9-11). Por lo tanto, los casos de dominancia incompleta también se ajustan al principio de segregación de Mendel.

Distribución independiente

En aquellos casos de herencia en los que están implicados más de un gen existen diferencias en el modelo de



9-11
Cuando una boca de dragón de flores rojas se cruza con una de flores blancas, la descendencia resultante presenta flores rosadas (Ww). Cuando las plantas de flores rosadas se cruzan entre sí, el resultado muestra que, a pesar de que los productos de la acción de los genes están combinados en las plantas heterozigóticas, los genes permanecen discretos y segregados, de acuerdo con la proporción mendeliana de 1 a 2 a 1, tanto en el genotipo como en el fenotipo.

mento, denominado *cruzamiento de prueba*, que es el cruzamiento de un individuo que presenta un carácter dominante con un segundo individuo que es homozigótico recesivo para dicho carácter.

Principio de segregación

A partir de estos experimentos se estableció el *principio de segregación*, que en ocasiones también se denomina primera ley de Mendel. De acuerdo con este principio, los caracteres heredados están determinados por factores discretos (actualmente llamados genes) que se presentan por pares, de forma que cada uno de los miembros del par procede de uno de los progenitores. Durante la meiosis, los pares de factores se separan o segregan. Por lo tanto, cada uno de los gametos que se forman en un individuo maduro, contiene tan sólo uno de los miembros del par que posee ese mismo individuo. Este concepto de factores discretos explica cómo un carácter puede persistir de generación en generación sin mezclarse con otros caracteres, y cómo es posible que desaparezca para volver a aparecer en la generación siguiente. En consecuencia, el desarrollo del principio de segregación fue de la mayor importancia para comprender tanto la genética como la evolución.

Dominancia incompleta

En los ejemplos anteriores la acción del alelo dominante, cuando estaba presente, enmascaraba la existencia

mismo cromosoma están tan alejados unos de otros que, con una sola excepción, se segregan independientemente. Los genes para la forma de la legumbre y para la longitud del tallo, que se hallan en el cromosoma 4,

saría siempre, como si se tratara de un organismo haploide. En efecto, el cromosoma X en un macho de *Drosophila* está presente en condición haploide.

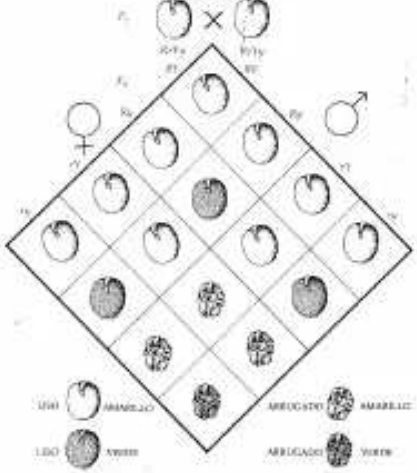
Morgan cruzó una mosca macho (XY) que presenta

diferentes cromosomas y, posteriormente, el caso más complejo en el que se hallen en el mismo cromosoma.

Mendel estudió híbridos que tenían dos pares de caracteres bien diferenciados y realizó cruzamientos dihíbridos. Por ejemplo, cruzó líneas de guisantes de jardín en las cuales uno de los progenitores producía semillas lisas y amarillas y el otro tenía semillas rugosas y verdes. Como se ve en la Tabla 9-1, los caracteres semillas lisas y semillas amarillas son dominantes, mientras que los caracteres semillas rugosas y semillas verdes son recesivos. Todas las plantas de la generación F_1 presentaron semillas lisas y amarillas. Cuando se sembraron las semillas de la F_1 y se permitió la autopolinización de las flores, se formaron un total de 556 plantas F_2. De éstas, 315 plantas presentaron los dos caracteres dominantes (lisas y amarillas) en sus semillas, y 32 combinaron los caracteres recesivos (rugosas y verdes). Todas las plantas restantes produjeron semillas diferentes a las de los progenitores: 101 eran rugosas y amarillas y 108 eran lisas y verdes. Habían aparecido combinaciones de caracteres completamente nuevas.

La Figura 9-12 muestra el fundamento de dichos resultados. En un cruzamiento en el que están implicados dos pares de alelos dominantes y recesivos, con cada uno de los pares situados en un cromosoma diferente, la proporción de la generación F_2 que presenta ambos caracteres dominantes: el 3 representa las proporciones de las dos posibles combinaciones de caracteres dominantes y recesivos; y el 1 es la proporción que presenta ambos caracteres recesivos. En el ejemplo considerado, uno de los progenitores lleva los dos caracteres dominantes y el otro los dos recesivos. Supongamos que cada uno de los progenitores llevara un carácter recesivo y uno dominante. ¿Obtendríamos el mismo resultado? En el caso de no estar seguros de la respuesta, es posible hacer un diagrama de posibilidades como el de la Figura 9-12. Los diagramas del tipo utilizado en dicha figura se denominan cuadrados de Punnett; se denominaron así en honor de Reginald Crundall Punnett, el genetista inglés que los ideó. Punnett fue uno de los científicos que redescubrió los trabajos de Mendel a principios de este siglo.

A partir de estos experimentos, Mendel formuló su segunda *ley o principio de la distribución independiente*. Esta ley establece que la herencia de un par de factores para un carácter es independiente de la herencia simultánea de factores para otros caracteres. Tales factores se distribuyen independientemente, como si los otros factores no estuvieran presentes.



9-12
Distribución independiente. En uno de sus experimentos Mendel cruzó una planta con semillas lisas (RR) y amarillas (YY) con una planta que tenía semillas rugosas (rr) y verdes (yy). Las semillas de la generación F_1 fueron lisas y amarillas. En la generación F_2, sin embargo, tal y como se muestra en el diagrama, los caracteres recesivos volvieron a aparecer. Además, se presentaron en combinaciones nuevas. En un cruzamiento de este tipo, en el que están implicados dos pares de alelos de diferentes cromosomas, la proporción fenotípica esperada en la generación F_2 es 9:3:3:1. La proporción genotípica es 1 rryy a 2 rrYy a 1 rrYY a 2 Rryy a 1 RRyy a 4 RrYy a 2 RrYY a 2 RRYy a 1 RRYY.

Ligamiento

En el momento en que Mendel realizaba sus experimentos la existencia de los cromosomas era desconocida. Sabiendo que los genes están localizados en los cromosomas es fácil ver que si dos genes diferentes que controlan ciertos caracteres están en el mismo par de cromosomas, no segregarán independientemente. En este caso, no se obtendrá la proporción 9:3:3:1 en la generación F_2.

Ya sea por una afortunada casualidad o por haber seleccionado cuidadosamente los caracteres que iba a estudiar, Mendel no se encontró con el fenómeno del ligamiento, el cual, probablemente, no hubiera sido capaz de explicar. El guisante de jardín tiene siete pares de cromosomas, y los siete caracteres principales estudiados por Mendel están localizados en cuatro cromosomas diferentes, como muestra la Tabla 9-1 (página 141). Además, los caracteres que se hallan en el

Tabla 9-2 *Control genético del color en espigas de trigo*

Progenitores	$R_1R_1R_2R_2 \times r_1r_1r_2r_2$ (rojo oscuro) (blanco)	

están tan próximos uno del otro que Mendel debería haber observado los efectos del ligamiento entre estos dos caracteres. Sin embargo, él no hizo mención a dicho cruzamiento dihíbrido y, por lo tanto, no sabemos si lo realizó o no.

El ligamiento de genes fue descubierto por primera vez por el genetista inglés William Bateson y sus colaboradores en 1905, mientras trabajaban con el guisante dulce (*Lathyrus odoratus*). Estos científicos cruzaron una línea de guisantes doblemente homozigótica recesiva, de pétalos rojos y polen redondo, con una segunda línea (parecida a la forma silvestre de la especie) que tenía pétalos púrpura y granos de polen alargados. De este primer cruzamiento obtuvieron la siguiente combinación de caracteres en la generación F_2:

284	púrpura	alargado
21	púrpura	redondo
21	rojo	alargado
55	rojo	redondo

Si los dos genes estuvieran en el mismo cromosoma, debería haber habido sólo dos tipos de descendientes. Si estuvieran en dos cromosomas diferentes, entonces la proporción para las cuatro clases debería haber sido 216:72:72:24, es decir, 9:3:3:1. Se puede ver con toda claridad que los genes de las formas "parentales" se mantienen juntos, como si estuvieran ligados uno al otro.

El ligamiento y el fenómeno relacionado del entrecruzamiento se clarificaron como resultado del trabajo realizado con la mosca de la fruta, *Drosophila*, por T. H. Morgan y su grupo de investigación de la Universidad de Columbia a principios de la primera década de este siglo. *Drosophila* es un organismo particularmente útil para los estudios de genética: las colonias se pueden hibridar y mantener con facilidad; cada dos semanas puede producirse una nueva generación de moscas; cada hembra produce cientos de huevos cada vez; y la especie más común tiene tan sólo cuatro pares de cromosomas. Las moscas hembras tienen dos cromosomas sexuales homólogos, XX, mientras que los machos tienen solamente un cromosoma X y un cromosoma Y mucho más pequeño, en el cual faltan muchos de los alelos presentes en el cromosoma X.

En el curso de los experimentos de Morgan se descubrió un tipo de mosca de la fruta poco habitual, con los ojos blancos. Debido a que los machos siempre expresan este carácter recesivo y a que los machos de *Drosophila* son XY, Morgan concluyó que el gen que determina el color de los ojos estaba localizado en el cromosoma X. Las hembras, con la dotación XX, expresaban este carácter sólo cuando eran homozigóticas para el alelo que determinaba el color de los ojos. Cuando se observó otro carácter recesivo "ligado al sexo", como el color amarillo del cuerpo, Morgan razonó que también tenía que estar localizado en el cromosoma X. Un gen en el cromosoma X debería ser el único alelo que determinara este carácter particular en un macho de *Drosophila*. Por este motivo, el gen se expresa en los caracteres recesivos ligados al sexo con una mosca hembra de "tipo silvestre" (XX), es decir, una semejante a la forma silvestre de esta especie en la naturaleza. Tal y como esperaba, toda la descendencia F_1, tanto machos como hembras, fueron fenotípicamente "silvestres". Se realizó un cruzamiento de prueba entre una hembra de la F_1 y un macho doble recesivo, esperando obtener una descendencia dividida entre la forma silvestre y la forma con ojos blancos y cuerpo amarillo. Sin embargo, algunas de las moscas que resultaron de este cruzamiento tenían ojos blancos y cuerpo de tipo silvestre, mientras que otras tenían ojos como en la forma silvestre y cuerpo amarillo.

La explicación de estos resultados es que los dos genes están "ligados" a uno de los cromosomas, pero a veces existen intercambios entre cromosomas homólogos durante el entrecruzamiento o "crossing over". Ahora sabemos que el entrecruzamiento (la rotura y posterior unión de los cromosomas que corresponde a la formación de los quiasmas) tiene lugar en la profase I de la meiosis (ver Figura 9-4). Cuanto mayor es la distancia entre dos genes de un mismo cromosoma, mayor es la probabilidad de que exista entrecruzamiento entre ellos. Cuanto más próximos estén dos genes, mayor será su tendencia a permanecer juntos en la meiosis y, en consecuencia, mayor será su "ligamiento". Es posible construir mapas basados en el total de entrecruzamientos que tienen lugar entre genes; tales *mapas genéticos* dan una aproximación a las posiciones reales de los genes en los cromosomas.

Herencia poligénica

El primer experimento que esclareció la forma en que muchos genes pueden interactuar para producir un tipo de variación continua en las plantas (en este caso, el trigo) fue realizado por el científico sueco H. Nilsson-Ehle. La Tabla 9-2 muestra los efectos fenotípicos de varias combinaciones de dos genes, cada uno con dos alelos, los cuales actúan conjuntamente para controlar la intensidad del color en las espigas de trigo. Mediante este y otros estudios similares; empezamos a aprender cómo muchos genes pueden interaccionar para producir las complejas características de las plantas y los animales. Los primeros principios desarrollados por Mendel hace un siglo pueden, por lo tanto, ser aplicados al análisis del total de situaciones que habían desorientado a los primeros estudiosos de la herencia.

MUTACIONES

Los estudios sobre la distribución independiente de los caracteres descritos anteriormente dependen de la existencia de diferencias entre los alelos de un gen. ¿Cómo surgen estas diferencias? La primera respuesta a esta cuestión la aportó el científico holandés Hugo de Vries (ver Figura 9-13, página 145).

(3) *Efectos de posición*. Los genes no se hallan necesariamente en una posición fija en el cromosoma, sino que se trasladan de una posición a otra. En las bacterias, los *plásmidos* (pequeñas moléculas circulares de

te en su nuevo entorno, resultando de esta manera una mutación. Las posibilidades potenciales de recombinación también se ven alteradas por estos cambios, con importantes consecuencias para las plantas.

F_2 $R_1r_1R_2r_2$ (rojo intermedio)

F_2		Genotipo	Fenotipo	
1		$R_1R_1R_2R_2$	Rojo oscuro	15 rojos a 1 blanco
2 2	4	$R_1R_1R_2r_2$ $R_1r_1R_2R_2$	Rojo intermedio Rojo intermedio	
4 1 1	6	$R_1r_1R_2r_2$ $R_1R_1r_2r_2$ $r_1r_1R_2R_2$	Rojo intermedio Rojo intermedio Rojo intermedio	
2 2	4	$R_1r_1r_2r_2$ $r_1r_1R_2r_2$	Rojo oscuro Rojo oscuro	
1		$r_1r_1r_2r_2$	Blanco	

Origen del concepto de mutación

En 1901, De Vries estudió la herencia de los caracteres en un tipo de enotera (*Oenothera glazioviana*), que crece naturalizada y abundantemente en las dunas costeras de Holanda. De Vries encontró que, a pesar de que los modelos de herencia estaban en general bien determinados y eran predecibles, ocasionalmente aparecía en esta planta una característica que no había sido observada anteriormente en ninguna de las líneas parentales. De Vries formuló la hipótesis de que esta característica nueva era la expresión fenotípica de un cambio en un gen. Por otra parte, de acuerdo con esta hipótesis, el gen que había cambiado se transmitiría al igual que los otros genes. A este cambio hereditario en uno de los alelos de un gen De Vries lo denominó *mutación* y, al organismo que lo experimentaba, *mutante*.

Irónicamente, sólo dos de los casi 2000 cambios que observó De Vries en la enotera eran lo que hoy en día llamaríamos mutación. Todos los demás cambios se debían a nuevas combinaciones genéticas o a la presencia de cromosomas extra, más que a cambios bruscos de un determinado gen. A pesar de que la mayoría de los ejemplos que dio De Vries no corresponden a la definición actual, su formulación del concepto de mutante y su reconocimiento del papel de las mutaciones en la producción de variabilidad fueron correctas y siguen siendo todavía de una importancia fundamental.

Tipos de mutaciones

Hoy en día, cualquier cambio en la información genética de un organismo se denomina mutación. Dichos cambios pueden implicar tanto a alteraciones en la propia secuencia genética, como en la forma en que el mensaje genético está organizado (Capítulo 8). Los principales tipos de mutaciones son:

(1) *Mutaciones puntuales.* Las mutaciones puntuales implican tan sólo a uno o a unos pocos nucleótidos. Se pueden originar a partir de daños de naturaleza física o química en el DNA. Los *mutágenos*, como las radiaciones ionizantes, las radiaciones ultravioletas, o diversos tipos de sustancias químicas, causan generalmente mutaciones puntuales; en los seres humanos y en otros animales, frecuentemente ésta es la manera como se inicia el cáncer. Las mutaciones puntuales pueden originarse también, con muy baja frecuencia, por errores en el apareamiento durante la replicación del DNA.

(2) *Deleciones.* Algunos fragmentos pequeños del cromosoma pueden ser eliminados, por ejemplo, por la acción de los rayos X. Esto suele provocar cambios en las características del organismo. Aparentemente, muchas deleciones tienen lugar en la naturaleza como resultado del "entrecruzamiento" entre partes diferentes del mismo cromosoma, en los lugares donde se producen duplicaciones.

tener efectos mucho menores o incluso ser ventajosa si se presenta una sola vez. Por este motivo, la mutación puede persistir en la población. Ocasionalmente, el gen mutante puede alterar su función, o bien las fuerzas

cuyo estudio inició a finales de la década de los 40, le condujo a postular por primera vez la existencia de los transposones. La Dra. McClintock fue galardonada con el Premio Nobel en 1984 por estos estudios. Recientemente, se ha postulado que los transposones pueden incorporarse en puntos del cromosoma donde comparten una secuencia de bases común. (Las consecuencias de dicho proceso en la evolución de las bacterias y virus se discutirá en los Capítulos 11 y 12, y en lo que respecta a la ingeniería genética en el Capítulo 30.) Tanto en bacterias como en eucariotas, los genes pueden trasladarse como pequeñas porciones móviles de cromosoma, llamadas *transposones*, que emigran aleatoriamente de una posición a otra del cromosoma. En cualquiera de los casos, el cambio de posición de los genes implicados puede afectar a la acción de sus nuevos vecinos, o viceversa, y conducir a efectos que reconocemos como mutaciones. La proximidad de los genes a zonas de heterocromatina o a otras regiones que controlan la expresión de los genes puede contribuir asimismo a estos efectos.

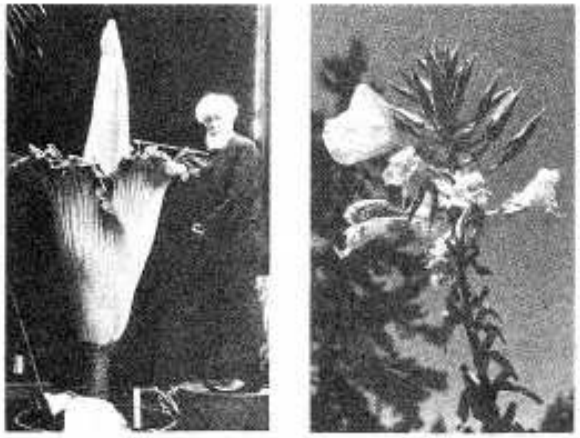
(4) *Inversiones y translocaciones.* En el curso de la evolución de algunos grupos particulares de organismos, un segmento cromosómico puede separarse y quedar libre y al volverse a incorporar al cromosoma lo haga de manera que la secuencia de genes quede orientada en el sentido opuesto al de la forma original. Dicho cambio en la secuencia cromosómica recibe el nombre de inversión. Otro tipo de cambio que es frecuente en ciertos grupos de plantas implica la rotura de un segmento del cromosoma y su posterior unión a otro cromosoma. Dicho cambio de posición se denomina translocación; las translocaciones con frecuencia son recíprocas. Tanto en el caso de una inversión como en el de una translocación, los genes del segmento cromosómico implicado pueden expresarse de forma diferen-

(5) *Cambios en el número de cromosomas.* También pueden presentarse efectos similares a las mutaciones asociados a cambios en el número de cromosomas que ocurren espontáneamente y con bastante frecuencia, aunque generalmente son eliminados con rapidez. En determinadas circunstancias, cromosomas enteros pueden ser añadidos o sustraídos de la dotación básica; o bien puede añadirse una dotación completa de cromosomas, mediante la duplicación de todos ellos, en el fenómeno de la poliploidía. En el Capítulo 28 se discutirá la importancia evolutiva de la poliploidía en las plantas. En cualquiera de estos casos pueden producirse alteraciones asociadas en el fenotipo.

Implicaciones evolutivas de las mutaciones

Cuando se produce una mutación en un organismo predominantemente haploide, como es el caso del hongo *Neurospora* o el de una bacteria, el fenotipo asociado a dicha mutación queda inmediatamente expuesto al ambiente. Si la mutación es favorable tiende a incrementarse en la población como resultado de la selección natural; en el caso más frecuente de que sea desfavorable se elimina rápidamente de la población. Otras mutaciones pueden ser prácticamente neutras y su persistencia depende sólo del azar; no obstante, la mayoría tiene efectos negativos o positivos sobre el organismo en el cual aparecen. En un organismo diploide la situación es muy diferente. Cada cromosoma y cada gen está presente por duplicado, por lo que una mutación en uno de los homólogos, incluso en el caso de ser desfavorable y se presente por duplicado, puede

9-13
(a) *Hugo de Vries, de pie junto a* Amorphophallus titanum, *un miembro de la misma familia que los lirios de agua y los caladios. Esta planta, originaria de las selvas de Sumatra, tiene las mayores inflorescencias, o agrupación de flores, de entre todas las angiospermas. Esta fotografía fue realizada en el invernadero de la Escuela de Agricultura, en Wageningen, Holanda, en 1932.* (b) Oenothera glazioviana, *el organismo en el cual De Vries señaló por primera vez la existencia de mutaciones.*



(a) (b)

pleiotropía, así como que la mayoría de los caracteres están controlados por los efectos combinados de bastantes o de muchos genes, un fenómeno denominado *epistasis*. En las interacciones epistáticas, un gen modi-

tipos de mutaciones: deleciones, efectos de posición, inversiones, translocaciones y cambios en el número de cromosomas.

A pesar de que ambos alelos están presentes en el genotipo, sólo uno puede ser detectado en el fenotipo. El alelo que

selectivas que actúan sobre la población pueden cambiar, de manera que sus efectos sean ventajosos.

A pesar de que la mayoría de las mutaciones son perjudiciales, la capacidad de mutar es extremadamente importante porque permite a los individuos de una especie variar y adaptarse a condiciones variables. Las mutaciones proporcionan la base para el cambio evolutivo. Las mutaciones en los eucariotas ocurren espontáneamente con una frecuencia de aproximadamente 5×10^{-6} por locus y por división celular (es decir, 1 gen mutante en cada locus cada 200 000 divisiones celulares); esto, junto con la recombinación, proporciona una abundante variación genética, necesaria para los cambios evolutivos que se dan a través de la selección natural.

ORGANIZACIÓN DE LOS GENES

Contrariamente a lo que se había creído durante muchos años, y a la situación que prevalece en las bacterias, los genes eucarióticos normalmente no están presentes en una única copia. Algunos genes tienen una sola copia, pero muchos de ellos tienen cientos o incluso miles de ellas. A veces estas copias están agrupadas, y a veces se hallan dispersas por uno o más cromosomas. Los principales tipos de genes duplicados son las secuencias satélite, las agrupaciones en tándem (tandem clusters), los transposones y las familias multigénicas.

El *DNA satélite* consiste en secuencias cortas como ATAAT o ATATAAT repetidas millones de veces, llegando a constituir casi la tercera parte del total de ácido nucleico en algunos organismos. Casi todo el DNA satélite está agrupado cerca del centrómero y en los extremos de los cromosomas, regiones que permanecen fuertemente enrolladas y, por lo tanto, se tiñen densamente a lo largo del ciclo cromosómico. Aparentemente, el DNA satélite desempeña un papel estructural y no se transcribe.

Las *agrupaciones en tándem* son secuencias repetidas de genes que codifican proteínas que la célula necesita en grandes cantidades. Entre ellas están los genes que producen el RNA ribosómico (rRNA), que presentan varios cientos de copias en la mayoría de los organismos eucarióticos. Los genes responsables de la síntesis de las histonas tienen de diez a unos pocos cientos de copias. En ambos casos, estos genes altamente replicados se hallan en una o en unas pocas agrupaciones.

Los *transposones* son secuencias génicas que se hallan repetidas miles de veces. Tienen una proporción normal de pares de bases A-T y C-G por lo que también tienen una densidad normal. Los transposones tienen la capacidad de cambiar su posición espontáneamente, llevándose consigo otros materiales genéticos; dichos traslados pueden tener efectos importantes en la expresión genética. El tipo de cambios genéticos que Barbara McClintock (Figura 9-14) observó en el maíz, mente, los transposones también han sido descubiertos tanto en bacterias como en eucariotas.

Las *familias multigénicas* son grupos de genes que se encuentran en la mayoría de los eucariotas. Parece que se han originado por duplicación, recolocación y especialización de genes preexistentes. Constituyen un factor evolutivo de la máxima importancia en la evolución de los eucariotas.

DETERMINACIÓN DEL FENOTIPO

El aspecto de cualquier organismo, su fenotipo, es el resultado de muchos procesos bioquímicos complejos e interconectados. Algunos de estos procesos tienen lugar durante las fases del desarrollo del organismo, y otros persisten en cualquier etapa de su vida. Especialmente en las plantas, estas interacciones no cesan jamás. Cambios simples en el DNA pueden dar resultados complejos e impredecibles en la apariencia final de un organismo. Cuando la ciencia de la genética era relativamente joven, los genes se describían en términos de sus efectos fenotípicos más patentes, es decir, pétalos púrpura, pubescentes, etc., etc. Más tarde se descubrió que genes simples podían controlar todo un complejo de caracteres, un fenómeno denominado

9-14
Barbara McClintock, quien fue galardonada con el Premio Nobel en 1984 en reconocimiento a toda una vida dedicada al trabajo creativo en genética. En la fotografía está sosteniendo en la mano una espiga de maíz del tipo de las que utilizó en sus estudios sobre transposones.

fica la expresión fenotípica de otro gen que no es alélico. De hecho, ningún gen actúa aisladamente; sus efectos siempre están modificados por el ambiente interno, el cual es, obviamente, el resultado final de la interacción de millares de genes.

Hemos recorrido un largo camino en nuestro conocimiento de los mecanismos de la herencia, y en la forma en que se producen los caracteres de los organismos. Sin embargo, todavía queda mucho más por descubrir, y este campo seguirá siendo durante muchos años uno de los más importantes en la ciencia de la botánica.

RESUMEN

La reproducción sexual implica dos acontecimientos: la reducción del número diploide de cromosomas durante la meiosis y su posterior restablecimiento mediante la singamia.

La meiosis puede producir gametos o esporas. Un gameto es una célula haploide que se fusiona con otro gameto para formar un zigoto diploide. Una espora es una célula que, sin fusionarse con ninguna otra célula, da lugar a un organismo haploide maduro.

La meiosis consta de dos divisiones nucleares consecutivas y da como resultado un total de cuatro núcleos (o células), cada uno de los cuales tiene el número haploide de cromosomas.

En la primera división meiótica los cromosomas homólogos se aparean en toda su longitud. Los cromosomas son dobles, de forma que cada uno consta de dos cromátidas; entre las cromátidas de los cromosomas homólogos se forman quiasmas. Estos quiasmas son la evidencia visible del entrecruzamiento (intercambio de segmentos de cromátida entre cromosomas homólogos). Los bivalentes se alinean en la placa ecuatorial de forma aleatoria (pero con los centrómeros de cada par de cromosomas en cada uno de los lados del plano), de manera que los cromosomas procedentes del progenitor femenino y los del progenitor masculino se distribuyen completamente de nuevo durante la anafase I. Esta nueva distribución, junto con el entrecruzamiento, asegura que cada uno de los productos de la meiosis difieran entre sí y respecto del material cromosómico de los progenitores. Así, la meiosis permite la expresión de la variabilidad que se halla almacenada en el genotipo diploide.

En la segunda división meiótica los cromosomas se dividen como la mitosis.

La composición genética de un organismo se denomina genotipo; la expresión de sus caracteres constituye el fenotipo. En los organismos diploides (una categoría que incluye a la mayoría de los animales y plantas más conocidas) cada gen está presente al menos dos veces. Los miembros de estos pares de genes son los alelos. El fenotipo de un organismo diploide con respecto a un carácter simple, como los estudiados por Mendel, está determinado por la interacción de los dos alelos presentes en el mismo locus de cromosomas homólogos. Ambos alelos pueden ser iguales (homozigosis) o diferentes (heterozigosis). Consecuentemente, las mutaciones en los organismos diploides son más difíciles de detectar que en los organismos haploides, pero pueden tener mayor importancia desde un punto de vista evolutivo. Hay distintos

se expresa en el fenotipo es el alelo dominante. *Aquel* cuya expresión queda enmascarada es el alelo recesivo. Cuando se cruzan dos organismos que presentan heterozigosis para un determinado par de alelos, la proporción de dominantes a recesivos en el fenotipo de la descendencia es de 3:1. Si la acción de un alelo es insuficiente para enmascarar la acción de la forma alternativa (dominancia incompleta) se puede distinguir a los individuos heterozigóticos y la proporción fenotípica es de 1:2:1.

Los genes eucarióticos normalmente no se hallan presentes en una única copia, sino que existen cientos, incluso miles de ellas, las cuales pueden estar dispersas o agrupadas. Los tipos principales de genes duplicados son las secuencias satélite, las agrupaciones en tándem (tandem clusters), los transposones y las familias multigénicas. Las agrupaciones en tándem de genes son responsables de la síntesis de sustancias que la célula necesita en grandes cantidades, como las histonas. Los transposones, que son secuencias de genes repetidas miles de veces, tienen la capacidad de cambiar de posición espontáneamente, llevándose consigo material genético; dichos traslados pueden tener efectos importantes en la expresión de los genes.

Normalmente, un determinado carácter está controlado por la interacción de los productos de más de un gen. Esta es la razón principal por la que los estudiosos del siglo pasado encontraron tan difícil analizar los principios de la herencia. El modelo de segregación de la mayoría de los caracteres es continuo y está controlado por muchos genes. Algunos de esos genes afectan a otros, un fenómeno conocido como epistasis. Otros genes afectan a más de un carácter del organismo, fenómeno conocido como pleiotropía.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

GOODENOUGH, URSULA. *Genetics*, 3.ª ed., Holt, Rinehart & Winston, New York, 1983.

Una completa puesta al día de la genética desde un punto de vista molecular, con especial referencia a la genética bacteriana.

JUDSON, HORACE. *The Eighth Day of Creation*, Simon and Schuster, New York, 1979.

La historia del desciframiento de la genética moderna, contada por sus participantes. Un soberbio compendio de la forma de actuar de la ciencia.

PETERS, JAMES A. (Ed.): *Classic Papers in Genetics*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1960.

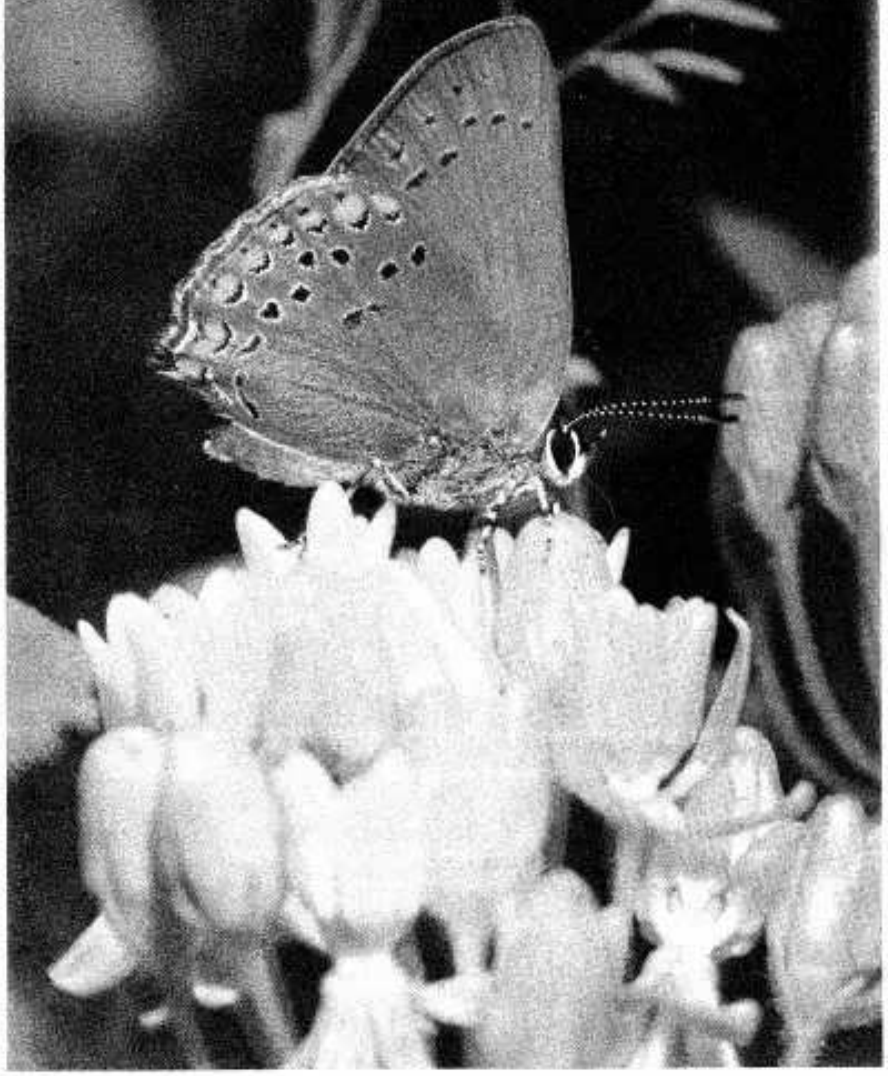
Incluye artículos de la mayoría de los científicos responsables del importante desarrollo de la genética: Mendel, Sutton, Morgan, Beadle y Tatum, Watson y Crick, Benzer, y otros. Es un libro muy interesante y de fácil lectura. Los artículos originales le otorgan un espíritu de inmediatez que no se encuentra en ningún otro tratado.

STRICKBERGER, MONROE W.: *Genetics*, 3.ª ed., Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 1985 (existe una edición en castellano).

Se trata de un libro tradicional y coherente sobre esta ciencia, más amplio que la mayoría de textos de su nivel.

SECCIÓN CUATRO

C A P Í T U L O 10



10-1
Mariposa de la familia Lycaenidae (Harkenclenus titus) *visitando una inflorescencia de* Asclepias tuberosa.

Clasificación de los seres vivos

Al menos 5 millones de tipos de seres vivos distintos conviven actualmente en la biosfera. Los seres humanos nos distinguimos de los otros organismos tanto por nuestra curiosidad como por nuestra capacidad de utilizar un lenguaje. Como consecuencia de estas dos características, desde antiguo nos hemos preguntado acerca de esos otros organismos y hemos intercambiado información sobre ellos. Conforme aumentó el conocimiento sobre los organismos, se hizo necesario conocer los nombres que otras personas les habían dado para averiguar así lo que ya era conocido y dar a conocer nuevas informaciones.

La mayor parte de los organismos que nos son más familiares tienen nombres vulgares, pero incluso para los fines más sencillos, tales nombres pueden ser inadecuados. A veces son confusos, especialmente cuando se intercambia información con personas de otras partes del mundo. Un sicómoro o una primavera en Gran Bretaña puede o no ser lo mismo que las plantas llamadas sicómoro o primavera en Norteamérica. Un pino en Europa o en Norteamérica no es lo mismo que un pino en Australia. Un "yam" en el sudeste de los Estados Unidos es un vegetal totalmente diferente (batata) del llamado con el mismo nombre a unos cientos de kilómetros en las Indias Occidentales (ñame). Cuando son diferentes las lenguas empleadas, los problemas se hacen enormemente complejos. Por estas razones, los biólogos designan a los organismos con nombres latinos que son reconocidos oficialmente por las organizaciones internacionales de botánicos, bacteriólogos y zoólogos.

Estos nombres latinos formales se originaron a partir de sistemas informales de nombrar a las plantas, como los que hemos visto. Diferentes tipos de organismos han recibido desde antiguo nombres que correspondían a categorías tales como "robles", "rosas" o "dientes de león". En la época medieval, momento en el que aumentó el interés por comunicar información acerca de los organismos, el latín era la lengua académica. Por lo tanto se adoptaron estos nombres latinos para los "grupos" de organismos y fueron ampliamente difundidos en los libros impresos mediante la recién descubierta imprenta de tipos móviles. Con frecuencia, los nombres correspondían a los que usaban los romanos;

en otros casos se inventaron nuevos o se latinizaron los existentes. Estos "grupos" acabaron llamándose *géneros* y los individuos pertenecientes a estos géneros, tales como el roble albar o el roble pubescente, se

ram ("Las clases de plantas"). En esta obra, Linnaeus utilizó designaciones polinómicas para todas las especies de plantas como un método para describirlas y nombrarlas. En muchos casos cambió las designaciones

10-3
Tres miembros del género de las violetas. (a) Viola rostrata, que crece en regiones templadas al este de Norteamérica llegando por el oeste hasta Alaska. (b) Viola odorata, una especie originaria del oeste de Europa. (c) Viola cornuta, una vista anual cultivada de la especie generalmente perenne nativa del oeste de Europa. Estas fotografías indican el tipo de variación que puede encontrarse en las especies de violetas. No obstante, hay una cierta similitud general entre todas ellas. Existen aproximadamente unas 500 especies del género Viola; la mayoría de ellas se

denominaron "especies".

Al principio, las especies se identificaron mediante frases descriptivas en latín consistentes en una o varias palabras; estos nombres en frase se llamaban "polinómicos". La primera palabra de un polinomio correspondía al nombre del género al cual pertenecía la especie. Por lo tanto, todos los robles se identificaban por el comienzo del polinomio con la palabra *Quercus* y todas las rosas con los polinomios que empezaban con la palabra *Rosa*. Los antiguos nombres latinos para estas frases han continuado utilizándose para designar los géneros hasta la actualidad, como veremos a continuación.

EL SISTEMA BINOMIAL

En el siglo dieciocho, el profesor y naturalista sueco Carolus Linnaeus (Figura 10-2), cuya ambición era nombrar y describir todos los tipos de plantas, animales y minerales conocidos, ideó una simplificación del sistema de nombrar a los seres vivos. En 1753 Linnaeus publicó un trabajo en dos volúmenes, *Species Plantarum*, en el que describía 5.900 especies de plantas. Muchas de estas descripciones polinómicas que habían sido utilizadas por autores anteriores con vistas a hacerlas comparables a los polinomios de otras especies del mismo género que aparecían en su libro. Linnaeus consideró estos polinomios como los nombres adecuados para las especies que consideraba, pero añadió una innovación importante que le condujo a fundar el sistema binomial de nomenclatura, el cual se sigue utilizando todavía en la actualidad. En el margen del *Species Plantarum*, junto al nombre polinómico "adecuado" de cada especie, Linnaeus escribió una palabra, la cual, combinada con el nombre genérico, constituía una designación "abreviada" de las especies. Por ejemplo, para la hierba gatera, que se denominaba formalmente *Nepeta floribus interrupte spicatus pedunculatis* (que quiere decir *Nepeta* con flores en una espiga pedunculada interrumpida), Linnaeus situó la palabra "cataria" (que significa "relativa al gato") en el margen del texto, haciendo referencia a la atribución familiar de la planta. Pronto tanto él como sus contemporáneos comenzaron a llamar a esta especie *Nepeta cataria*, la cual sigue siendo su designación oficial en la actualidad.

10-2
Carolus Linnaeus (1707-1778), el naturalista que ideó el sistema binomial para nombrar a los organismos. Linnaeus creía que cada ser vivo correspondía más o menos estrechamente a un modelo ideal y que clasificándolos revelaba el plan general de la creación.

La conveniencia de este nuevo sistema era obvia y los incómodos nombres polinómicos pronto fueron reemplazados por los nombres binomiales ("de dos términos"). Los nombres binomiales aplicados por primera vez para una determinada especie tienen prioridad sobre los nombres dados posteriormente. Las reglas que gobiernan la aplicación de los nombres botánicos de las plantas están descritas en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica, que se revisa en los sucesivos Congresos Internacionales de Botánica que tienen lugar cada seis años.

El nombre de una especie consta de dos partes: el nombre genérico y el nombre específico. Sin embargo, el nombre genérico puede escribirse aislado si nos referimos a todo el grupo de especies que comprende dicho género. Por ejemplo, la Figura 10-3 muestra tres especies del género de las violetas, *Viola*. Si se descubre que una especie estaba adjudicada a un género erróneo y que debe ser transferida a otro género, la segunda parte de su nombre, el *epíteto específico*, se traslada también al nuevo género. Sin embargo, si en ese género ya existe previamente una especie con el mismo epíteto específico, debe postularse un nombre alternativo. Cada especie tiene un espécimen tipo, generalmente un individuo seco de la planta, depositado en un museo designado por la persona que originalmente nombró a la especie o por un autor posterior si el primero no lo hizo. El espécimen tipo sirve para compararlo con otros especímenes y determinar así si pertenecen o no a la misma especie.

Un nombre específico carece de significado cuando está escrito solo; por ejemplo, *biennis* podría referirse a una veintena de especies de diferentes géneros que tiene a esta palabra como una parte de su nombre. Por ejemplo, *Artemisia biennis*, un tipo de ajenjo y *Lactuca biennis*, una especie de lechuga salvaje, son miembros claramente distintos de la familia de las margaritas, mientras que *Oenothera biennis*, una onagra, pertenece a una familia diferente. Debido al peligro de confundir nombres, un nombre específico siempre está precedido por el nombre o por la letra inicial del género en el cual está incluido; por ejemplo, *Oenothera biennis* u *O. biennis*. Los nombres de los géneros y de las especies se escriben en cursiva o se subrayan.

Algunas especies constan de dos o más razas llamadas subespecies o variedades. Todas las subespecies (o variedades) de una especie presentan una semejanza global entre sí pero tienen una o más diferencias importantes. Como resultado de estas subdivisiones y aunque el nombre binomial se mantiene como base para la clasificación, los nombres de algunas plantas y animales pueden constar de tres partes. Así, el melocotonero se llama *Prunus persica var. persica* mientras que la nectarina es *Prunus persica var. nectarina*. Los nombres de las subespecies y variedades también se escriben en cursiva o se subrayan y la primera subespecie o variedad descrita (cronológicamente hablando) repite el nombre de la especie.

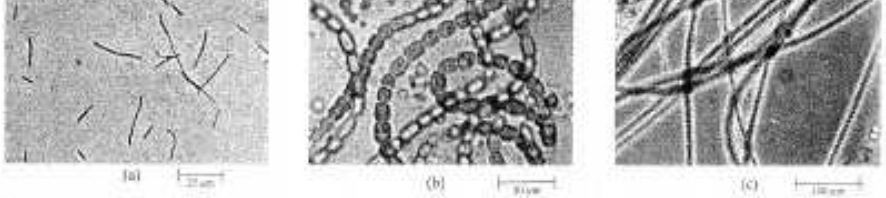
¿Qué es una especie?

Los grupos de poblaciones que se parecen mucho entre sí pero que guardan menos semejanza con otros se llaman *especies*. No obstante, la aplicación de este término difiere mucho de un grupo a otro de organismos. La palabra "especie", por sí misma, no tiene una connotación especial; simplemente significa "clase" en latín. La variación existente dentro de los diferentes grupos de organismos como resultado de los procesos evolutivos (discutidos en el Capítulo 28) difiere en gran medida de uno a otro grupo de manera que el término "especie" no puede ser aplicado de una manera uniforme. Por ejemplo, no se conoce que exista recombinación genética en algunos grupos (por ejemplo, en las algas próximas a *Euglena* y en la mayoría de las bacterias) mientras que en otros la fecundación cruzada es corriente y son frecuentes los híbridos interespecíficos. A pesar de estas diferencias, el término "especie" proporciona una manera adecuada para referirnos a los organismos y para catalogarlos.

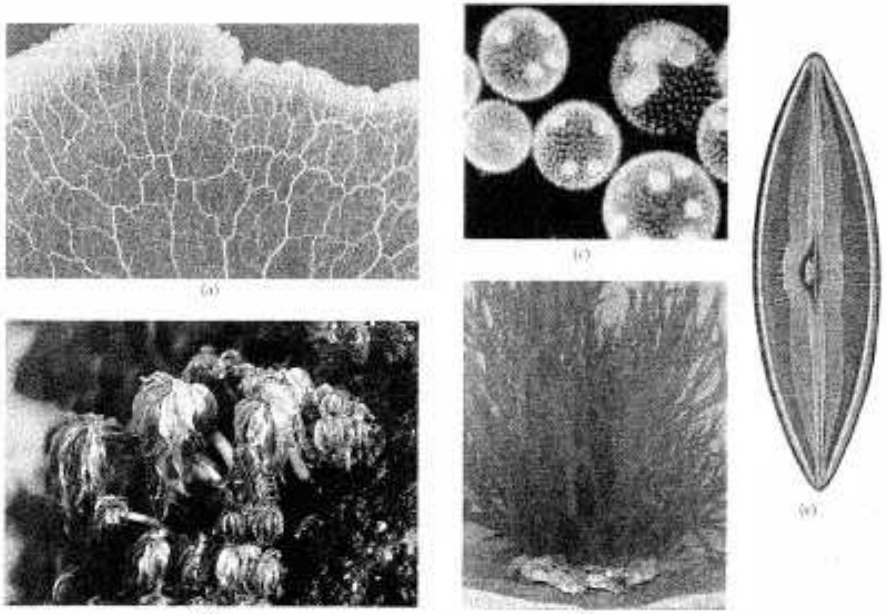
Otros grupos taxonómicos

Linnaeus (y otros científicos anteriores) reconocieron la existencia de los reinos vegetal, animal y mineral. El reino sigue siendo todavía la unidad más amplia utilizada en la clasificación biológica. Los científicos emplean varias categorías taxonómicas adicionales entre los niveles de género y reino. Los géneros se agrupan en *familias*, las familias en *órdenes*, los órdenes en *clase*, las clases en *divisiones* y las divisiones en *reinos*. Las clases de grupos que los botánicos llaman divisiones corresponderían a lo que los zoólogos denominan phyla (singular: phylum), una desafortunada discrepancia que tiene raíces históricas.

La regularidad en la forma de los nombres para las diferentes categorías hace posible reconocerlos como nombres pertenecientes al nivel correspondiente. Por ejemplo, los nombres de las familias de vegetales terminan en -aceae, con muy pocas excepciones. En algunas familias se permite el uso alternativo de nombres antiguos, como es el caso de las Fabaceae, la familia del guisante, que puede llamarse también Leguminosas; las Apiaceae, la familia del perejil, Umbelliferae y las Asteraceae, la familia de las margaritas, Compositae. Los nombres de los órdenes de plantas terminan en -ales. Ningún nombre científico, a excepción de los géneros y especies, se escriben en cursiva o se subrayan.

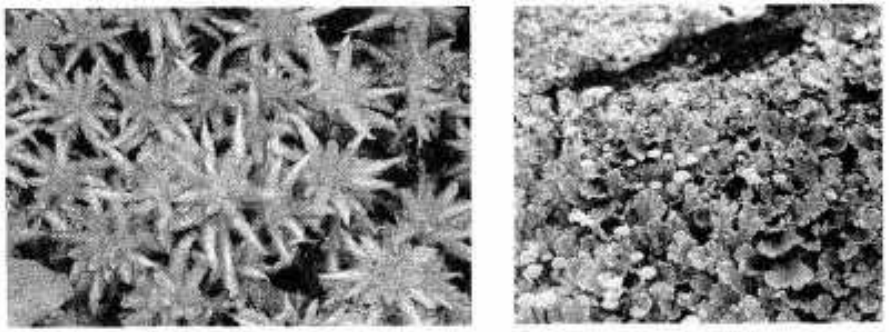


10-4
Monera. Este reino está constituido por las bacterias, que son los únicos organismos procariotas. (a) Lactobacillus acidophilus, *bacterias que agrian la leche. (b) Una colonia gelatinosa de la cianobacteria* Nostoc. *Las cianobacterias son uno de los grupos más abundantes entre las bacterias fotosintéticas. (c)* Oscillatoria, *cianobacteria cuya forma de crecimiento es filamentosa.*



10-5
Protista. (a) Plasmodio de un mohomicete, Physarum, *creciendo sobre un medio de cultivo de agar. (b)* Postelsia palmaeformis, *la "palmera de mar" (división Phaeophyta) creciendo sobre rocas expuestas en la zona intermareal de la Isla de Vancouver, Columbia Británica. (c)* Volvox, *un alga verde colonial y móvil (división Chlorophyta). (d)* Sebdenia polydactyla, *un alga roja (división Rhodophyta). (e) Una diatomea pinnada (división Chrysophyta) mostrando la valva característica de este grupo, ornamentada con relieves.*

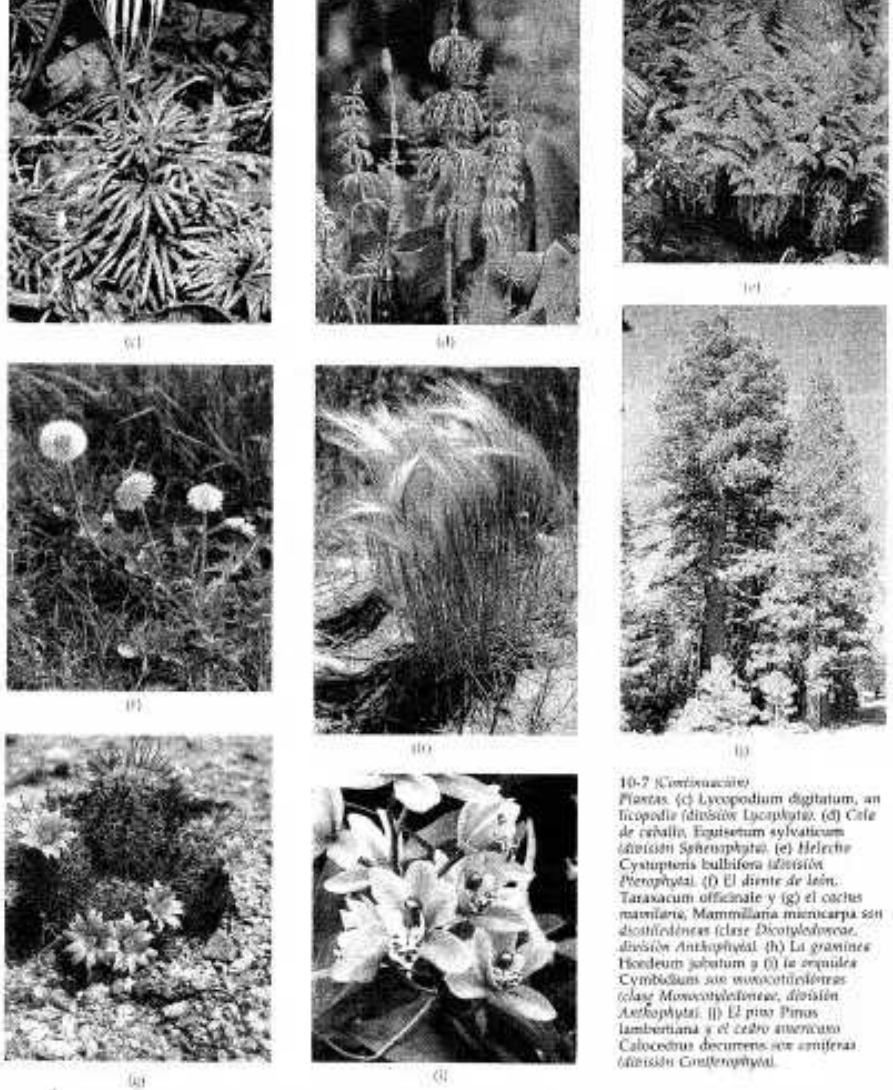
10-6
*(a) Un líquen (*Pseudocephalaria anthraspis*) creciendo sobre una corteza de árbol. (b) Una mosca del género* Syrphus *muerta por el hongo* Empusa muscae, *un zigomicete. (c) Una clavaria blanca ramificada (familia Clavariaceae). (d) Setas (género* Marasmius*), con gotas de rocío, creciendo en la selva del Perú. (e) Una esclerodermo (*Scleroderma aurantium*).*



10-7
Plantas. (a) Sphagnum, *el musgo de las turberas (división Bryophyta), forma extensas turberas en las regiones frías y templadas del mundo. (b)* Marchantia, *es una de las especies de hepáticas talosas más comunes. Ampliamente distribuido, este género terrestre crece en suelos y rocas húmedas.* (Continúa en la página siguiente.)

Tabla 10-1 *Clasificación biológica. Obsérvese todo lo que se puede decir acerca de un organismo cuando se sabe su posición en el sistema. Las descripciones no definen las diferentes categorías, sino que nos dicen algo acerca de sus características.*

Maíz



10-7 *(Continuación)*
Plantas. (c) Lycopodium digitatum, un licopodio *(división Lycophyta).* (d) *Cola de caballo,* Equisetum sylvaticum *(división Sphenophyta).* (e) *Helecho* Cystopteris bulbifera *(división Pterophyta).* (f) *El diente de león,* Taraxacum officinale y (g) *el cactus mamilario,* Mammillaria microcarpa *son dicotiledóneas (clase Dicotyledoneae, división Anthophyta).* (h) *La gramínea* Hordeum jubatum y (i) *la orquídea* Cymbidium *son monocotiledóneas (clase Monocotyledoneae, división Anthophyta).* (j) *El pino* Pinus lambertiana *y el cedro americano* Calocedrus decurrens *son coníferas (división Coniferophyta).*

CATEGORÍA	NOMBRE	DESCRIPCIÓN
Reino	Plantae	Organismos terrestres, con clorofila *a* y *b* contenida en los cloroplastos y con diferenciación estructural.
División	Anthophyta	Plantas vasculares con semillas y flores; óvulos incluidos en un ovario, polinización indirecta; angiospermas.
Clase	Monocotyledoneae	Embrión con un cotiledón; flores generalmente trimeras; muchos haces vasculares dispersos por el tallo.
Orden	Commelinales	Monocotiledóneas con hojas fibrosas; partes de la flor reducidas y fusionadas.
Familia	Poaceae	Monocotiledóneas con el tallo hueco y flores verdosas reducidas; el fruto es un aquenio especializado (cariopsis); gramíneas.
Género	Zea	Gramíneas robustas con flores estaminadas y flores con carpelos separados, cariopsis carnosa.
Especie	*Zea mays*	Maíz.

Champiñón

CATEGORÍA	NOMBRE	DESCRIPCIÓN
Reino	Fungi	Organismos inmóviles, plurinucleados, heterótrofos, con nutrición por absorción y con quitina como componente principal de las paredes celulares.
División	Basidiomycota	Hongos dicarióticos que forman un basidio del que nacen cuatro esporas (basidiosporas); basidiomicetes.
Clase	Hymenomycetes	Basidiomicetes que forman basidiocarpos, o "cuerpos fructíferos", y basidios clavíformes, asociados y alineados en laminillas o poros.
Orden	Agaricales	Hongos carnosos con laminillas o poros radiales.
Familia	Agaricaceae	Agaricales con laminillas.
Género	Agaricus	Hongos blandos de esporas oscuras con un pie central y laminillas libres desde el pie.
Especie	*Agaricus campestris*	Champiñón común.

En la tabla 10-1 se muestran a modo de ejemplo las clasificaciones del maíz *(Zea mays)* y del champiñón *(Agaricus campestris).*

como "algas azules"). Las bacterias se clasifican dentro del reino Monera, un grupo cuya diferencia con los eucariotas es mucho mayor que la diferencia entre vegetales y animales.

les es característica (descrita en el Capítulo 2). En el citoplasma de los eucariotas, subdividido por un complejo entramado de membranas, también hay microtúbulos. En las células de todos los eucariotas hay orgánulos, incluyendo como tales a las mitocondrias. Sobre

lulares y las células están separadas tan sólo por sus membranas plasmáticas.

RELACIONES ENTRE

GRUPOS PRINCIPALES DE ORGANISMOS

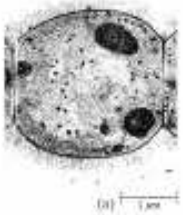
En la época de Linnaeus todos los organismos se consideraban o vegetales o animales. Los animales se movían, comían alimentos, respiraban y crecían hasta llegar a adultos. Los vegetales ni se movían, ni comían, ni respiraban; no se había observado que se alimentaran de otros organismos y parecían capaces de crecer indefinidamente.

Conforme se descubrieron nuevos grupos de organismos, éstos fueron clasificados dentro de una de las dos categorías, vegetales o animales. Así, los hongos y las bacterias se agruparon con los vegetales y los protozoos con los animales. Por último, se descubrieron otros organismos, como *Chlamydomonas*, un alga verde nadadora que se mueve y manufactura su propio alimento. Los organismos de este tipo no podían ser clasificados fácilmente ni como vegetales ni como animales y hacia la década de 1930 la división tradicional de los seres vivos en dos reinos se había convertido claramente en poco más que en una curiosidad histórica.

Desgraciadamente, no ha sido propuesta ninguna alternativa completamente aceptable y los científicos discrepan acerca de cuántos reinos deberían reconocerse y qué organismos deberían incluirse en ellos. Además, la antigua división en vegetales y animales se observa aún hoy en la organización de las instituciones científicas, en los departamentos universitarios, en los proyectos de investigación y en los libros de texto (incluyendo éste). En este libro trataremos todos los grupos considerados tradicionalmente como vegetales, o que son estudiados por los departamentos de botánica.

Procariotas

Tal y como se discutió en el Capítulo 2, en la actualidad es evidente que la división más importante en el mundo de los seres vivos es la que hay entre los procariotas y los eucariotas (Figura 10-8). Los procariotas, o bacterias, presentan muchos subgrupos, incluyendo a las cianobacterias (conocidas inicialmente



10-8
Fotografías al microscopio electrónico de (a) un procariota, la cianobacteria Anabaena y (b) una célula eucariótica de remolacha (Beta vulgaris). Obsérvese la gran complejidad de la célula eucariótica, con su núcleo conspicuo y sus cloroplastos.

Las bacterias (tratadas en detalle en el Capítulo 11) no tienen orgánulos celulares delimitados por membranas, ni microtúbulos, ni el complejo 9 más 2 de los flagelos que caracteriza a los eucariotas. Su material genético está contenido en una única molécula circular de DNA que no está asociada a proteínas. A pesar de que se conocen bastantes mecanismos de recombinación genética en bacterias, esta recombinación tiene lugar raramente; cuando sucede, se realiza por mecanismos diferentes de la reproducción sexual. Las bacterias también difieren bioquímicamente de los eucariotas en muchos aspectos.

Virus

Tal y como se discute en el Capítulo 12, los virus son segmentos de DNA o RNA que poseen la capacidad de utilizar la maquinaria de otras células para su reproducción. Los virus tienen la capacidad de producir una cubierta proteica a su alrededor que les protege cuando se desplazan de uno a otro huésped.

Eucariotas

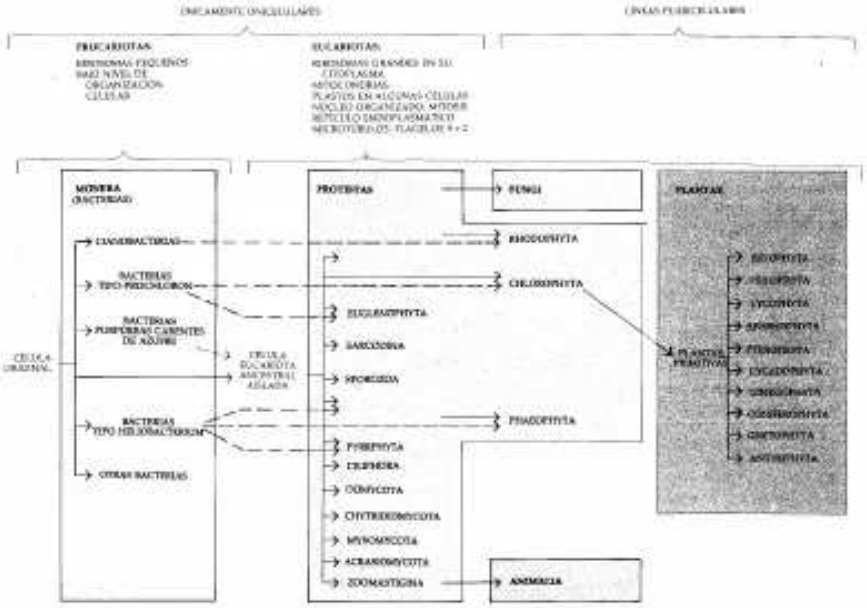
Todos los eucariotas tienen un núcleo bien definido, limitado por una doble membrana, la envoltura nuclear. Dentro de ella se encuentran unos cromosomas complejos en los que el DNA está asociado a proteínas. Estos cromosomas se dividen regularmente en la mitosis. Los flagelos y los cilios de los eucariotas tienen una distribución de los microtúbulos del tipo 9 más 2 que

todo en los vegetales, son frecuentes las vacuolas, que están delimitadas por una sola unidad de membrana o tonoplasto.

Además, muchos eucariotas poseen dos importantes características que no se encuentran en las bacterias: una estructura multicelular integrada y una reproducción sexual. Las células de las bacterias a veces permanecen juntas formando filamentos o incluso masas tridimensionales después de su división, pero normalmente no tienen conexiones citoplasmáticas entre las células individuales y en consecuencia carecen de una integración de todas las partes del filamento o la masa. En los vegetales, los protoplastos de células contiguas están conectados por plasmodesmos que atraviesan las paredes celulares. En los animales no hay paredes ce-

LOS EUCARIOTAS

Uno de los sistemas de clasificación, frecuentemente utilizado divide a los organismos en cinco reinos: los procariotas Monera (las bacterias) y cuatro reinos de eucariotas (Figura 10-9). Las bacterias son claramente distintas de todos los otros organismos eucarióticos, por lo tanto su clasificación en un reino aparte está plenamente justificada. Por otro lado, entre los eucariotas el grado de parentesco está menos definido. La mayoría de los phyla y divisiones (grupos equivalentes, aunque con denominaciones diferentes según se trate de animales o vegetales, lo cual crea una cierta confusión en la clasificación de los protistas) comprenden exclusivamente organismos unicelulares. Estos organis-



10-9
Un esquema posible de las relaciones evolutivas entre los organismos. Las líneas continuas indican parentesco filogenético y las discontinuas indican la existencia de relaciones simbióticas. Todos los organismos eucarióticos derivaron de una única línea de células que contenían mitocondrias, las cuales a su vez se habían formado a partir de bacterias simbióticas. A partir de esta única línea de células se desarrolló el conjunto de organismos unicelulares denominado Protista. Aquellos protistas que desarrollaron relaciones simbióticas con diferentes grupos de bacterias fotosintetizadoras dieron lugar a las distintas líneas de algas modernas. Los hongos, las plantas y los animales evolucionaron a partir de determinados protistas unicelulares.

mos presentan una gran diversidad. Estos phyla y divisiones y, como veremos, algunas de las líneas pluricelulares asociadas a ellos, están agrupados en el reino Protista.

evidenciado por su estructura y por la naturaleza de su aparato hereditario. El grupo de bacterias al cual las mitocondrias se asemejan más es el de las bacterias purpúreas carentes de azufre (ver Capítulo 11). En estas bacterias, la membrana plasmática está profunda-

Tabla 10-2 *Clasificación de los seres vivos tradicionalmente considerados como vegetales. (Ver Apéndice C donde se dan breves descripciones de estos grupos.)*

Procariotas	
Reino Monera	Bacterias

Orígenes de las líneas pluricelulares

Los organismos pluricelulares se han originado de antecesores unicelulares varias veces a lo largo de la historia de los eucariotas. En todos los casos, estos antecesores, cuando se conocen, se clasifican como miembros del reino Protista. Tres de estos grupos pluricelulares son particularmente amplios y significativos –los vegetales, los animales y los hongos– y son tratados como reinos aparte. Estos grupos están constituidos casi exclusivamente por organismos pluricelulares, a pesar de que existen algunos pocos hongos unicelulares (las levaduras) que probablemente derivaron de antepasados pluricelulares. Los vegetales, los animales y los hongos derivaron con toda seguridad de diferentes grupos de protistas unicelulares. Difieren fundamentalmente en su forma de nutrición: los vegetales sintetizan su alimento, los animales lo ingieren y los hongos segregan enzimas digestivos que digieren el alimento externamente para ser absorbido con posterioridad.

Además de los tres grupos principales de organismos pluricelulares que reconocemos como reinos existen otras tres divisiones –las algas rojas, las algas verdes y las algas pardas– en las cuales los organismos pluricelulares están bien representados. Las algas pardas son exclusivamente pluricelulares, las algas rojas lo son casi por entero y las algas verdes constan de un número elevado tanto de organismos unicelulares como de pluricelulares. Puesto que todos los miembros de estas divisiones son fotoautótrofos y al menos algunos de los organismos incluidos en ellas son pluricelulares, algunos científicos han argumentado que deberían ser incluidos en el reino vegetal. Puesto que las algas rojas y las algas pardas no tienen un antepasado común con las algas verdes y las plantas, a no ser algunos grupos lejanos de protistas unicelulares heterótrofos, clasificar todos estos grupos como vegetales es claramente incorrecto desde un punto de vista evolutivo. Las algas verdes incluyen a los antecesores de los vegetales superiores, pero son muy diferentes de cualquiera de los vegetales superiores que existen en la actualidad (para empezar, las algas son acuáticas). Por estas razones preferimos reconocer a los vegetales como un reino diferente y mantener a las algas rojas, pardas y verdes entre los Protistas. A pesar de que estas divisiones son poco corrientes al incluir muchos organismos pluricelulares, la mayoría de las divisiones y phyla de los protistas tienen al menos algunos miembros pluricelulares.

Mitocondrias y cloroplastos

Una de las características más significativas de la evolución de los eucariotas ha sido la adquisición de mitocondrias y cloroplastos. Como se explicó en el Capítulo 2, es prácticamente seguro que estos complejos orgánulos tuvieron un origen simbiótico, lo cual queda

mente replegada en el seno del citoplasma de manera similar a las crestas que aparecen en el interior de las mitocondrias. También existen similitudes bioquímicas entre las mitocondrias y las bacterias purpúreas carentes de azufre.

Los cloroplastos parecen ser los descendientes de al menos tres tipos diferentes de bacterias simbióticas, fotoautótrofas y aerobias. Los diferentes grupos de protistas fotoautótrofos (llamados algas) aparentemente no tienen relación entre sí; parece ser que han adquirido los cloroplastos de forma independiente en distintos momentos a lo largo del pasado. Algunos de los grupos de bacterias que podrían estar relacionadas con los antecesores de los cloroplastos se discutirán en los Capítulos 11, 14 y 15.

CLASIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS

A continuación exponemos una sinopsis del sistema de clasificación utilizado en este libro, el cual reconoce cinco reinos de organismos (ver Tabla 10-2).

Reino Monera

Los miembros del reino Monera son las bacterias. Estos organismos procarióticos carecen de envolturas nucleares, plastos, mitocondrias o flagelos 9+2. Presentan una organización unicelular de células aisladas o en colonias (ver Figura 10-4) y carecen de conexiones protoplasmáticas entre las células. La forma de nutrición habitual en la mayoría de los grupos es la absorción, pero algunos son fotoautótrofos o quimioautótrofos. La reproducción es predominantemente por división celular, aunque puede existir recombinación genética en bastantes grupos. Pueden ser móviles, por acción de flagelos o por deslizamiento, o bien inmóviles. Los Monera serán tratados en el Capítulo 11.

Reino Protista

Los Protistas (ver Figura 10-5), tal y como son contemplados aquí, comprenden todos los organismos tradicionalmente considerados como protozoos ("animales" unicelulares) así como todas las algas, excepto el grupo de bacterias que en ocasiones han sido incorrectamente llamado "algas verdeazules". El término "alga" es una denominación informal que abarca a los eucariotas fotoautótrofos que no son plantas ni cianobacterias; casi todas las algas son acuáticas. En el reino Protista también se incluyen algunos grupos de organismos heterótrofos que comprenden a los oomicetes (división Oomycota), los quitridiomicetes (división Chytridiomycota), las acrasiomicetes u hongos mucilaginosos celulares (división Acrasiomycota) y los mixomicetes u hongos mucilaginosos plasmoidales (división Myxo-

Eucariotas		
Reino Protista	Protistas heterótrofos	División Oomycota (oomicetes, moho acuático) División Chytridiomycota (quitridiales) División Acrasiomycota (mixomicetes celulares) División Myxomycota (mixomicetes plasmodiales)
	Protistas fotoautótrofos ("algas")	División Chrysophyta (diatomeas y crisófitos) División Pyrrophyta (dinoflagelados) División Euglenophyta (euglenas) División Rhodophyta (algas rojas) División Phaeophyta (algas pardas) División Chlorophyta (algas verdes)
Reino Fungi	Hongos	División Zygomycota (zigomicetes) División Ascomycota (ascomicetes) División Basidiomycota (basidiomicetes)
Reino Plantae	Briófitos	División Bryophyta (briófitos) Clase Hepaticae (hepáticas) Clase Anthocerotae (antoceros) Clase Musci (musgos)
	Plantas vasculares	
	Plantas vasculares sin semillas	División Psilophyta (psilófitos) División Lycophyta (licopodiófitos) División Sphenophyta (equisetos) División Pterophyta (pteridófitos)
	Plantas vasculares con semillas	División Cycadophyta (cicas) División Ginkgophyta (ginkgo) División Coniferophyta (coníferas) División Gnetophyta (gnetófitos) División Anthophyta (angiospermas) Clase Dicotyledoneae (dicotiledóneas) Clase Monocotyledoneae (monocotiledóneas)

mycota) –cuatro grupos de organismos que tradicionalmente habían sido situados con los hongos.

Los ciclos reproductivos de los protistas son variables, pero normalmente incluyen tanto divisiones celulares como reproducción sexual. Los protistas pueden ser móviles con flagelos 9+2, con cilios o con movimientos ameboides o bien pueden ser inmóviles. Los grupos de protistas predominantemente unicelulares incluidos en este libro se tratarán en el Capítulo 14 y los tres grupos principales de algas –algas verdes, algas pardas y algas rojas– en el Capítulo 15. En este texto no trataremos de los protistas heterótrofos conocidos como protozoos, en otras palabras, aquéllos que históricamente han sido tratados como animales en lugar de como hongos.

Reino Animalia

Los animales son organismos pluricelulares con células eucarióticas que carecen de paredes celulares, de plastos y de pigmentos fotosintéticos. La nutrición se realiza fundamentalmente mediante ingestión y posterior digestión en cavidades internas, si bien algunas formas lo hacen por absorción y un cierto número de grupos carecen de cavidades digestivas internas. El nivel de organización y de diferenciación de tejidos en los animales más complejos supera con mucho el de otros reinos, especialmente en lo que se refiere a la evolución de complicados sistemas sensoriales y neuromotores. La movilidad de los organismos (o de sus partes en aquellos que son sésiles) se basa en fibrillas contrácti-

les. La reproducción es predominantemente sexual. Los animales no son tratados en este libro, excepto en relación a alguna de sus interacciones con las plantas y con otros organismos que son tratados aquí.

REPRODUCCIÓN SEXUAL

El DNA de las bacterias no está duplicado, como ocurre en los eucariotas diploides; a pesar de ello, las bacterias poseen diferentes mecanismos para lograr recombina-

Por "accidente" (un accidente que tuvo lugar en varias líneas evolutivas distintas), algunos de estos zigotos se dividieron mitóticamente en lugar de por meiosis y, en consecuencia, dieron lugar a un organismo formado por células diploides, en el que la meiosis

Reino Fungi

Los hongos (ver Figura 10-6) son eucariotas filamentosos inmóviles que carecen de plastos y de pigmentos fotosintéticos y que absorben sus nutrientes ya sea de organismos vivos o muertos. Los hongos han sido agrupados tradicionalmente junto a las plantas, pero no existe ninguna duda de que constituyen realmente una línea evolutiva independiente. Aparte de su forma de crecimiento filamentosa, los hongos no tienen prácticamente nada en común con ninguno de los grupos clasificados como algas.

Reino Plantae

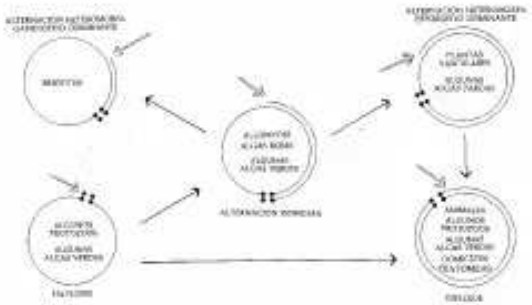
Las plantas –briófitos (musgos, hepáticas y antoceros) y nueve divisiones de plantas vasculares– comprenden un reino de organismos fotoautótrofos adaptados a la vida en tierra firme. Sus antecesores fueron algas verdes especializadas. Todas las plantas son pluricelulares y están formadas por células eucarióticas vacuoladas y con paredes celulósicas. Su sistema principal de nutrición es la fotosíntesis, aunque unas pocas plantas se han transformado en heterótrofas. La diferenciación estructural tuvo lugar durante la evolución de las plantas en tierra, con tendencias hacia la evolución de órganos especializados en la fotosíntesis, en la fijación y en el soporte (ver Figura 10-7). En las plantas más complejas esta organización ha producido tejidos fotosintéticos, vasculares y de recubrimiento. La reproducción es principalmente sexual, con ciclos de alternancia de generaciones haploide y diploide; la generación haploide (gametófito) se han reducido a lo largo de la evolución en los miembros más avanzados del reino. Los briófitos se tratan en el Capítulo 16 y las plantas vasculares en los Capítulos 17, 18 y 29.

ción genética. Como se describe con más detalle en el Capítulo 11, una parte del material genético bacteriano puede ser transferido de una célula a otra, pero no es un mecanismo comparable a la meiosis por el cual este intercambio pueda ser luego transmitido de forma regular junto con el material genético de la célula con la que se realizó la unión. El único método para transmitir de manera regular nueva información genética en los procariotas es la incorporación del nuevo fragmento en la molécula de DNA bacteriano, un sistema que no es ni preciso ni fácilmente repetible.

La reproducción sexual, la cual implica una alternancia regular de meiosis y singamia, tiene una gran ventaja selectiva puesto que es el principal mecanismo que produce y mantiene la variabilidad en las poblaciones naturales de eucariotas. La variabilidad, como se verá en el Capítulo 28, es el factor básico que hace posible la adaptación de los seres vivos a su ambiente mediante el proceso evolutivo.

La evolución de la diploidía

Los primeros organismos eucarióticos eran probablemente haploides y asexuales, pero una vez que se estableció la reproducción sexual en ellos, esta situación condujo a la evolución de la diploidía. Parece ser que esta condición apareció por primera vez cuando dos células haploides se combinaron para formar un zigoto diploide; este hecho probablemente tuvo lugar repetidas veces. Presumiblemente, el zigoto se dividía inmediatamente mediante meiosis, restaurando así la condición haploide (Figuras 10-10 y 10-11a). En organismos con este tipo de ciclo vital tan simple el zigoto es la única célula diploide.



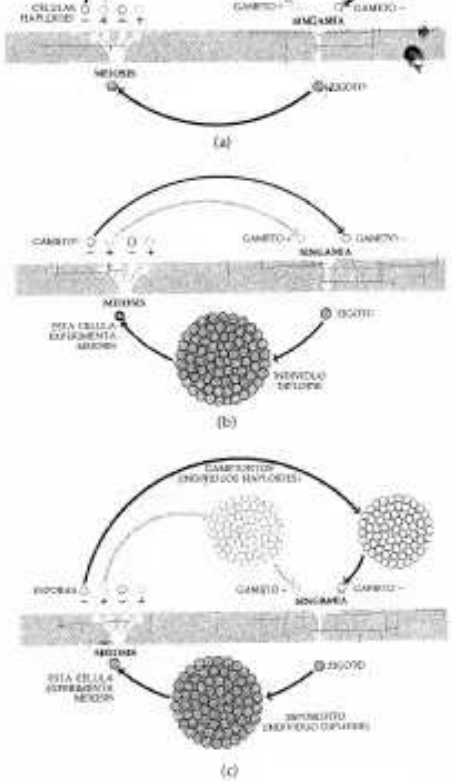
10-10
Evolución de los sistemas genéticos. Cada uno de los círculos representa un tipo diferente de ciclo vital. Los eucariotas más primitivos fueron sin duda haploides la mayor parte de su ciclo, como se indica por el círculo sencillo (abajo a la izquierda). En este tipo de ciclo vital la meiosis (indicada mediante cuatro puntos negros) tiene lugar justo después de la fecundación (designada con una pequeña flecha de color). Los otros ciclos vitales difieren del haploide en el momento en que tiene lugar la fecundación, así como en la proporción del ciclo vital que corresponde al estado diploide (indicado por la extensión del círculo doble). Los grupos que se mencionan dentro de los círculos corresponden a algunos de los organismos modernos que presentan estos ciclos vitales; no se incluyen aquí todos los grupos.

meiosis retrasada produce los gametos: huevos y esperma. Estos gametos se fusionan, con lo cual se recupera inmediatamente el estado diploide (Figuras 10-10 y 10-11b). Por lo tanto, en los animales los gametos son las únicas células haploides.

En las plantas, a partir de la meiosis se forman esporas, no gametos. Las esporas son células que pueden dividirse directamente mediante mitosis y producir así un organismo haploide pluricelular. Los gametos, a diferencia de las esporas, sólo pueden dar lugar a un organismo después de la fusión con otro gameto. Los organismos pluricelulares haploides que aparecen en alternancia con las formas diploides se encuentran en las plantas y en algunas algas pardas, rojas y verdes, en dos géneros de quitridiales estrechamente relacionados y en uno o más grupos de protistas no tratados en este libro. Dichos organismos presentan el fenómeno conocido como *alternación de generaciones* (Figuras 10-10 y 10-10c). En las plantas, la generación haploide productora de gametos se llama *gametofito* y la generación diploide, productora de esporas se llama *esporofito*. La misma terminología se utiliza para las algas y en ocasiones para otros grupos.

En algunas algas (la mayor parte de las algas rojas, muchas algas verdes y unas pocas algas pardas) las formas haploides y diploides tienen la misma apariencia externa. Estos ciclos vitales presentan una alternación de generaciones *isomorfa* (Figura 10-10).

A diferencia de los ciclos vitales discutidos anteriormente, existen algunos en los que las formas haploide y diploide no son idénticas. A lo largo de la historia de estos grupos, tuvieron lugar mutaciones que se expresaron en sólo una de las generaciones, a pesar de que, naturalmente, los alelos estaban presentes tanto en la generación diploide como en la haploide. En estos ciclos vitales, el gametofito y el esporofito son notablemente diferentes y se origina una alternación de generaciones *heteromorfa*. Estos ciclos vitales son característicos de las plantas y de algunas algas pardas (Figura 10-10).



10-11
Diagramas de los principales tipos de ciclos biológicos. En estos diagramas la fase diploide de los ciclos está representada debajo de la barra gruesa y la fase haploide por encima de ella. Las cuatro flechas blancas representan el producto de la meiosis; la flecha blanca aislada corresponde al huevo fecundado.
(a) En la meiosis zigótica, el zigoto se divide por meiosis y forma cuatro células haploides, las cuales se dividen por mitosis para producir más células haploides y un individuo pluricelular que finalmente forma gametos por diferenciación. Este tipo de ciclo biológico se encuentra en Chlamydomonas *y en un cierto número de algas.*
(b) En la meiosis gamética, los gametos haploides se forman por meiosis en un individuo diploide y se fusionan para formar un zigoto diploide que se divide y produce otro individuo diploide. Este tipo de ciclo es característico de la mayoría de los animales y de algunos protistas (Oomycota), así como del alga parda Fucus.
(c) En la meiosis espórica, el esporofito, o individuo diploide, produce esporas haploides como resultado de la meiosis. Estas esporas no actúan como gametos sino que sufren divisiones mitóticas. Esto da lugar a individuos pluricelulares haploides (gametofitos), los cuales, finalmente, producen gametos que se fusionan para formar zigotos diploides. Estos zigotos, a su vez, se diferencian en individuos diploides. Este tipo de ciclo, conocido como alternación de generaciones, es característico de las plantas y de muchas algas. Un tipo de ciclo similar se da en el quitridiál Allomyces *y en algún otro género próximo, así como en unos pocos grupos de protistas no incluidos en este libro.*

En los briófitos (musgos, hepáticas y antoceros) domina el gametofito, el cual es independiente desde el punto de vista de la nutrición y generalmente alcanza un mayor tamaño que el esporofito, el cual, a su vez, puede alcanzar una mayor complejidad estructural. Por

En la evolución de los organismos, la diploidía evolucionó subsiguientemente a los procesos de reproducción sexual. En los eucariotas primitivos y en todos los hongos, el zigoto formado por singamia se divide inmediatamente mediante una meiosis. A partir de ciclos primitivos de este tipo, derivaron ciclos más complejos con fases diploides cuando el zigoto

CAPÍTULO 11

en contrario, en las plantas vasculares domina el esporofito, el cual es mucho mayor y más complejo que el gametofito. Éste depende del esporofito para su nutrición en casi todos los grupos.

Como se mencionó anteriormente, la diploidía permite el almacenamiento de una mayor cantidad de información genética y, en consecuencia, quizá de una expresión más sutil del potencial genético del organismo en el curso de su desarrollo. Ésta podría ser la razón de que el esporofito sea la generación de mayor tamaño, más compleja y de nutrición independiente en las plantas vasculares. Una de las tendencias evolutivas más evidentes en este grupo, el cual predomina en la mayoría de los hábitats terrestres, es el aumento de la dominancia del esporofito y la supresión del gametofito. En las plantas con flor, el gametofito femenino es un cuerpo microscópico que consta sólo de siete células, y el gametofito masculino tiene tan sólo tres células. Ambos gametofitos son completamente dependientes del esporofito desde el punto de vista de su nutrición.

RESUMEN

Los biólogos han desarrollado métodos para nombrar y clasificar los organismos, los cuales permiten designarlos de una forma muy precisa. Esto constituye un factor esencial para la comunicación científica. La clasificación de un organismo también revela su parentesco con otros seres vivos.

Los organismos se designan científicamente mediante un nombre que consta de dos palabras, un binomio. La primera palabra del binomio es el nombre del género y la segunda es el epíteto específico, que combinado con el nombre genérico completa el nombre de la especie. Las especies a veces se subdividen en subespecies o variedades. Los géneros se agrupan en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases y las clases en divisiones. Las divisiones se agrupan en reinos y por lo tanto el reino constituye la unidad mayor utilizada en la clasificación del mundo vivo. En este texto, los seres vivos se agrupan en cinco reinos, el primero constituido por procariotas y los otros por eucariotas (1) Monera, las bacterias o procariotas; (2) Protista, los protozoos, las algas eucarióticas y los mohos acuáticos y mucilaginosos (oomicetos, quitridiomicetos y mixomicetos); (3) Animalia, organismos pluricelulares no fotoautótrofos; (4) Fungi, los hongos; y (5) Plantae, briófitos y plantas vasculares, organismos fotoautótrofos de vida terrestre y estructura más compleja que las algas.

Las mitocondrias, que son características de todos los eucariotas, probablemente se originaron a partir de bacterias aerobias (con requerimientos de oxígeno) parecidas a las bacterias purpúreas carentes de azufre, mientras que los cloroplastos parecen haberse originado a partir de al menos tres grupos diferentes de bacterias fotoautótrofas aerobias. Por lo tanto, la existencia de cloroplastos en diferentes grupos de eucariotas no significa un parentesco directo entre ellos. Las líneas pluricelulares se originaron independientemente varias veces en diferentes grupos de protistas. Algunas de estas líneas, incluidas las algas rojas, las algas pardas y las algas verdes, se mantienen, en el sistema de clasificación en cinco reinos utilizado en este libro, entre los protistas, mientras que las tres líneas pluricelulares principales, los animales, las plantas y los hongos, se reconocen como reinos separados.

pasó a dividirse por mitosis. Si las células haploides producidas por la meiosis funcionaban inmediatamente como gametos, el resultado es el tipo de ciclo que se encuentra en los animales y en algunos grupos de protistas. Si se dividen por mitosis, como en muchas algas y en dos géneros de quitridiales (Protista), se consideran esporas; la generación diploide que da lugar a dichas esporas se denomina esporofito. La generación haploide, la cual se desarrolla a partir de las esporas por mitosis se llama gametofito; ésta, finalmente, produce gametos por mitosis. Si el gametofito y el esporofito de un ciclo de vida particular son aproximadamente iguales en tamaño y en complejidad, se dice que la alternación de generaciones es isomorfa; si difieren ampliamente en tamaño y complejidad, se la denomina heteromorfa.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

ALTSCHULL, SIRI VON REIS: "Exploring the Herbarium", *Scientific American*, Mayo 1977, pp. 96-104.

A partir de las etiquetas de los especímenes de los herbarios es posible obtener información valiosa acerca de los usos de plantas poco conocidas que podrían suministrar alimentos, medicinas u otros productos de utilidad.

BOLD, HAROLD C., C.S. ALEXOPOULOS & T. DELEVORYAS: *Morphology of Plants and Fungi*, 4.ª ed. Harper & Row, Publishers Inc., New York, 1980.

Un tratamiento bien ilustrado y amplio de la diversidad de plantas, algas y hongos.

CORNER, E.J.H.: *The Life of Plants*, Mentor Books, New American Library, Inc., New York, 1968.

Un renombrado botánico con aptitud para la prosa poética describe la evolución de las plantas, explicando cómo las plantas, cuando invadieron la tierra firme y se extendieron por ella, modificaron sus estructuras y funciones ante el desafío de un nuevo ambiente.

JONES, S.B. & ARLENE E. LUCHSINGER: *Plant Systematics*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Un tratamiento general, bueno y práctico de este material.

MARGULIS, LYNN: *Symbiosis in Cell Evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, 1981.

Un discurso fascinante acerca del origen de las células eucarióticas en base a una serie de interacciones simbióticas.

MARGULIS, LYNN & KARLENE V. SCHWARTZ: *Five Kingdoms. An illustrated guide to the Phyla of Life on Earth*. W.H. Freeman and Company, New York, 1982.

Una recopilación excelente y concisa de la diversidad de la vida en la Tierra. (N. del T. *Existe una traducción al español*).

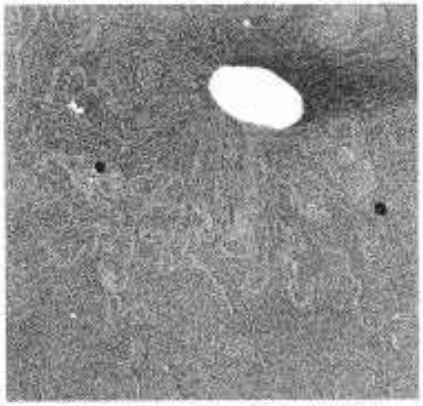
PARKER, SYBIL P. (Ed.): *Synopsis and Classification of Living Organisms*, 2 vols. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1982.

Un repaso enciclopédico y autorizado a los grupos más importantes de plantas, animales y microorganismos.

SCAGEL, ROBERT F., et al.: *Nonvascular Plants: An Evolutionary Approach*, Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1982.

Un examen exhaustivo y bien ilustrado de la diversidad de briófitos, hongos, bacterias y aquellos grupos de protistas también tratados en este libro.

Bacterias



11-1
Esta célula de la bacteria entérica común Escherichia coli *ha liberado su DNA a causa del tratamiento con que ha sido preparada. El cromosoma bacteriano consta de una sola molécula gigante de DNA que contiene 3000 millones de pares de bases. Los pequeños círculos de DNA que se pueden observar en la parte izquierda de la fotografía son plásmidos que contienen aproximadamente 5000 pares de bases. (Los puntos negros de la fotografía son agujeros de la película plástica sobre la que está hecha la preparación; los puntos blancos dispersos pueden ser partículas de polvo o fragmentos de la celula).*

Las bacterias (los procariotas) son los organismos más simples, más pequeños y más abundantes (Figura 11-1). Durante al menos 2000 millones de años fueron la única forma de vida sobre la Tierra. Las bacterias son tan distintas de las demás formas de vida que se clasifican en un Reino separado, el Reino Monera. Las bacterias son metabólicamente diversas, y algunas de ellas son fotosintéticas. Un grupo de bacterias fotosintéticas, el de las llamadas "algas verdeazuladas", o cianobacterias, fue en principio asociado incorrectamente a los Protista fotosintéticos o "algas", pero es simplemente un grupo de bacterias. Sus características se pueden entender mejor en este contexto.

Las bacterias carecen de un núcleo organizado limitado por una envoltura nuclear. No tienen complejos cromosómicos como los de los eucariotas, y no se reproducen sexualmente, aunque a veces se da recombinación genética. A diferencia de los eucariotas, las bacterias nunca son verdaderamente pluricelulares. Si bien algunas forman filamentos o masas celulares, estas uniones se deben a que sus paredes celulares no logran separarse completamente después de la división celular o a que están situadas dentro de una cápsula mucilaginosa común o vaina. Los plasmodemos entre estos conjuntos de células son muy raros, y sólo ocurren en algunas especies de cianobacterias.

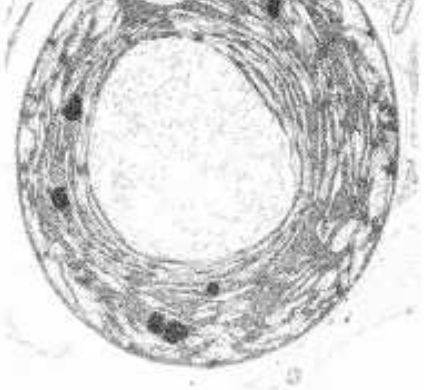
Las bacterias carecen de orgánulos delimitados por membranas, pero tienen otras estructuras que juegan papeles similares. Sus membranas plasmáticas tienen a menudo repliegues que se extienden hacia el interior de las células (Figura 11-2). Estos repliegues aumentan la superficie del área donde están situados los enzimas, y facilitan la separación de las diferentes funciones enzimáticas. En algunas bacterias fotosintéticas los pigmentos están situados en membranas internas. En otros, dichos pigmentos se encuentran en unos cuerpos esféricos discretos llamados cromatóforos. Las paredes celulares de la mayoría de las bacterias contienen ácido murámico, a diferencia de las paredes celulares de los eucariotas.

que la fotosíntesis había tenido lugar hace ya 3300 millones de años. Los eucariotas más antiguos, sin embargo, datan sólo de hace 1500 millones de años. Las bacterias fósiles se estudian en secciones ultrafinas de rocas con la ayuda de un microscopio electrónico

(ácido acético diluido) es un efectivo conservante de los alimentos.

Las bacterias juegan un papel vital en el funcionamiento del ecosistema mundial. Algunos grupos de bacterias son autótrofas y, por lo tanto, hacen una gran

la producción comercial de drogas y otras moléculas (ver Capítulo 30). Por ejemplo, comercialmente se usan bacterias específicas en la producción de ácido acético y vinagre, de varios aminoácidos y de enzimas. Además, la producción de casi todos los quesos incluye la fer-



11-2
Una célula del género Prochloron, *mostrando la estructura de su membrana interna, ampliamente desarrollada. Prochloron es una bacteria fotosintética con clorofilas a y b y con carotenoides como los que se encuentran en las algas verdes y en las plantas.*

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS BACTERIAS

La mayoría de las bacterias miden sólo 1 micrómetro de diámetro, pero algunas solamente alcanzan la décima parte de este tamaño mientras que otras llegan a los 10 micrómetros (o raramente incluso hasta 30 micrómetros o más) de longitud. Aunque cada bacteria sea tan pequeña, se estima que el peso total de todas las bacterias del mundo excede al de la suma del resto de organismos. Aproximadamente se conocen unas 2500 especies de bacterias.

Las rocas sedimentarias más antiguas que se conocen, las de Groenlandia, tienen aproximadamente 3900 millones de años, pero no se ha encontrado en ellas fósil alguno. Las bacterias fósiles del Oeste de Australia, de 3500 millones de años (ver Figura 1-2, página 2), son casi tan antiguas como las de Sudáfrica. En estratos de Sudáfrica de 3200 millones de años se han encontrado cuerpos orgánicos esferoidales similares a los de las cianobacterias. Testimonios fósiles y pruebas químicas de las mismas series de sedimentos indican por lo que estos datos sólo se conocieron a partir de los años 50.

Las bacterias se encuentran virtualmente en todos los hábitats, y a causa de las características metabólicas inusuales de algunos miembros del grupo, pueden sobrevivir en algunos ambientes que no admiten ninguna otra forma de vida. Algunas bacterias son *anaerobias obligadas*, viven sólo en ausencia de oxígeno. Otras son *anaerobias facultativas*, es decir, pueden sobrevivir sin oxígeno, pero se desarrollan más vigorosamente en su presencia. La respiración produce más energía que la fermentación, como hemos discutido en el Capítulo 6.

Se han encontrado bacterias en tipos de hábitats sorprendentemente diversos: se encuentran realmente en todo el globo. Por ejemplo, la bacteria *Thermoanaerobacter ethanolicus*, que vive en las surgencias de agua caliente del Parque Nacional de Yellowstone, puede desarrollarse a temperaturas de hasta 78 °C. Incluso este extremo es superado por las bacterias que viven en las fosas marinas a presiones muy elevadas y a temperaturas que llegan a los 360 °C. Cuando estas bacterias de las fosas marinas se cultivan en el laboratorio a alta presión y a 250 °C, algunas de ellas, crecen activamente y doblan su número en 40 minutos. Estas temperaturas tan altas, evidentemente, sólo pueden producirse a presiones muy elevadas y, por lo tanto, sólo son posibles de manera permanente en el fondo del océano. Otras bacterias que habitan las profundidades marinas, como las que viven en los intestinos de animales marinos, también requieren altas presiones para tener un próspero crecimiento y desarrollo.

En otro extremo, en la Antártida se han hallado bacterias sobre muestras de roca y hielo que estaban a más de 430 metros de profundidad. Estas bacterias, que como mínimo tienen una edad de 10 000 años y posiblemente de un millón de años, están en estado de latencia a temperaturas que oscilan entre −70 °C y −14 °C pero se activan inmediatamente cuando se eleva la temperatura. Estos descubrimientos ilustran el hecho de que algunas bacterias son capaces de sobrevivir en un estado de "actividad interrumpida" durante largos periodos de tiempo.

Recientemente se han investigado los límites de tolerancia de ciertas bacterias en relación a la posible existencia de vida extraterrestre en varios planetas de atmósfera conocida. Por ejemplo, la extrema alcalinidad de la atmósfera de Júpiter ha sido considerada como uno de los argumentos contrarios a la posibilidad de vida en este planeta; sin embargo, algunas bacterias del Livermore Valley de California son capaces de crecer y reproducirse en agua alcalina con un pH de 11,5. Otras bacterias pueden tolerar no sólo una alcalinidad extrema, sino también la presencia de altas concentraciones de amoníaco, condiciones parecidas a las del planeta Venus. A la luz de estos hallazgos, la supervivencia de ciertas bacterias en otros planetas parece posible. La mayoría de las bacterias, sin embargo, no sobreviven bien en condiciones ácidas; por esta razón el vinagre

contribución al balance global de carbono; experimentalmente algunas de estas bacterias se cultivan como posibles fuentes comerciales de proteína. El papel de ciertas bacterias como fijadoras de nitrógeno atmosférico es de una importancia ecológica crucial. Las bacterias heterótrofas, al igual que los hongos, son descomponedores. A través de la acción de los descomponedores se reciclan materiales incorporados a organismos muertos y pasan a ser reutilizables para sucesivas generaciones de organismos vivos. En un solo gramo de suelo fértil agrícola puede haber 2500 millones de bacterias, 400 000 hongos, 50 000 algas y 30 000 protozoos. En todos los estadios del reciclaje de elementos en el ecosistema global siempre ciertas bacterias juegan papeles importantes.

Las bacterias también son enormemente abundantes en el mar: por ejemplo, se estima que un 90 % del total de la biomasa oceánica corresponde a organismos de menos de 10 micrómetros de longitud, esto es, principalmente bacterias. Dependiendo del área marina que consideremos, entre el 20 % y el 60 % de la producción primaria pasa a través de bacterias heterotróficas de vida libre.

La diversidad metabólica de las bacterias las capacita para degradar sustancias orgánicas de muy diferentes tipos. Por esta razón, las bacterias han sido investigadas como posibles descomponedores de sustancias sintéticas indeseables, como los pesticidas, tintes y derivados del petróleo, tanto antes como después de ser liberadas al medio ambiente. El nylon, manufacturado por primera vez aproximadamente en 1939, es descompuesto por una bacteria del género *Flavobacterium*, que ha desarrollado dos enzimas aparentemente nuevas en este corto periodo de tiempo. Algunas bacterias descomponen pesticidas tan rápidamente que éstos sólo tienen un efecto limitado sobre las plagas a controlar. Se están estudiando otras bacterias para su posible uso en la extracción de aceites a partir de rocas.

Además de sus funciones ecológicas, las bacterias son importantes por muchas otras razones. Son responsables de muchas enfermedades del hombre y de otros animales (incluidas la tuberculosis, el cólera, el ántrax, la gonorrea, la difteria y el tétanos) y causan una amplia gama de enfermedades a los vegetales. Sólo en Estados Unidos se conocen más de 200 especies de bacterias fitopatógenas. La enfermedad conocida como cáncero (Figura 11-3), por ejemplo, ha destruido centenares de perales al dispersarse a todo los Estados Unidos inmediatamente después de su introducción accidental en la costa Este, aproximadamente en 1880. En la década de los 30, esta enfermedad había destruido la industria de la pera. Actualmente la producción de pera en Estados Unidos está restringida a muy pocas áreas.

Las bacterias se utilizan como fuente comercial de un número importante de antibióticos, como la tirotricina, bacitracina, subtilina y polimixina B. Muchas bacterias se usan experimentalmente y, en algunas ocasiones, en

fermentación bacteriana que transforma la lactosa en ácido láctico, el cual coagula las proteínas de la leche. El mismo tipo de bacterias es el responsable de la producción del yoguert y del ácido láctico que conserva la col a la vinagreta y el escabeche. El *género Spirulina*, una de las cianobacterias, se cultiva en algunos países como fuente de proteína, que puede ser mezclada con alimentos humanos o utilizada para alimentar animales (Figura 11-4).

Un grupo de bacterias, los actinomicetes, es especialmente importante en la producción de antibióticos tales como la estreptomicina, la aureomicina, la neomicina y la tetraciclina. De los millares de clases de antibióticos registrados hasta hoy, unas dos terceras partes son producidas por actinomicetes. Otros actinomicetes fijan el nitrógeno en los nódulos que forman en las raíces de algunas plantas, jugando así un importante papel ecológico.

11-3
El cáncero de fuego, causado por Erwinia amylovora, *es una enfermedad destructiva común en los perales, manzanos, y en otros miembros de la familia de las rosáceas (Rosaceae). Mata las ramas de estas plantas y finalmente causa cáncer en los troncos (visible aquí sobre este peral). Inmediatamente después, la planta suele morir.*
El cáncero de fuego fue la primera enfermedad de vegetales que se asignó a una bacteria, a finales del siglo diecinueve.

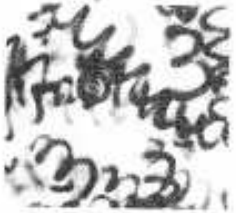
11-4
Característicos filamentos en forma de espiral de células de Spirulina, *una cianobacteria que se cultiva ampliamente como fuente de proteína. (b) Viveros para el cultivo de* Spirulina, *hileras de células de* Spirulina. *La utilización de* Spirulina *en la alimentación humana se conoce desde 1521, fecha en que los españoles conquistaron México. La* Spirulina *tiene un contenido de aminoácidos equilibrado. La producción diaria de proteína es aproximadamente 10 veces la del trigo o la de la soja. Todo ello*

11-5
Algunas de los diversos tipos de bacterias. (a) Las micobacterias, o bacterias desfibrantes, tienen un patrón de organización similar al de los mohos. Treponema pallidum, en la fotografía, es el agente causante de la sífilis. (c) Los actinomicetes son abundantes en el

11-6
Las tres formas principales de las bacterias: (a) bacilos, (b) cocos y (c) espirilos. La forma celular es una

en el lago Texcoco, cerca de la ciudad de México. (c) Recolección de la pasta

aumenta el interés actual por el cultivo de esta cianobacteria.



(a)

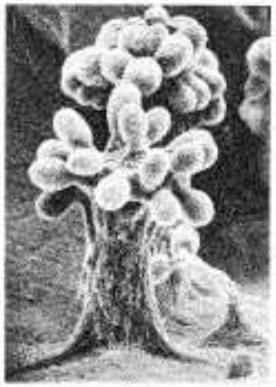
(b)

(c)

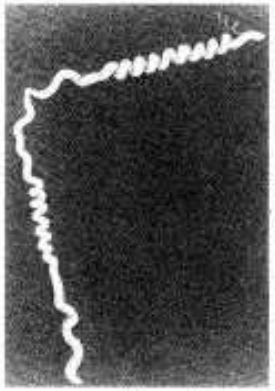
mucilaginosos (ver Capítulo 24). Esta es una fotografía hecha con microscopio electrónico de barrido de los cuerpos fructíferos de Chondromyces crocatus; cada cuerpo fructífero contiene por lo menos un millón de células. Normalmente las microbacterias tienen forma de bastón, se deslizan en grupos, y eventualmente forman los tipos de cuerpos que muestra la fotografía. (b) Las espiroquetas son bacterias helicoidales que pueden llegar a medir más de 500 micrómetros de longitud, que es un tamaño enorme para una bacteria. Se mueven mediante ondas helicoidales que recorren las masas de filamentos que recubren el cuerpo celular.

olor a moho de los suelos húmedos. También intervienen en la descomposición del material orgánico. Streptomyces fradiae, en la fotografía, se utiliza en la producción industrial del antibiótico neomicina. (d) Las bacterias deslizantes son filamentosas y tienen células relativamente grandes, en las cuales se producen ondas de contracción, responsables de su movimiento deslizante, que causan alteraciones periódicas en su forma. Beggiatoa, en la micrografía, tiene gránulos de azufre en sus células producidos por la oxidación de sulfuro de hidrógeno, un proceso de obtención de energía.

de las bacterias. Entre los bacilos están los microorganismos que causan el tétanos (Clostridium tetani), así como Escherichia coli. También son bacilos muchos de los agentes responsables de algunas enfermedades vegetales, como el cáncer de fuego de perales y manzanos (Erwinia amylovora) y el marchitamiento de tomates, patatas y bananeros (Pseudomonas solanacearum). Entre los cocos están Diplococcus pneumoniae, que causa la neumonía bacteriana; Streptococcus lactis, un agente que agria la leche; y Nitrosococcus nitrosus, una bacteria del suelo que oxida el amonio a nitritos. Las espirilos, menos comunes, tienen forma helicoidal.

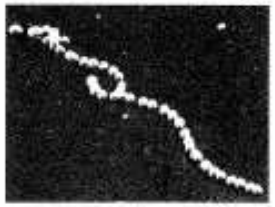


(a)



(b)

(a)



(b)

(c)

(d)

(c)

Formas bacterianas

Las bacterias difieren ampliamente en forma y organización celular (ver Figura 11-5). Las bacterias alargadas y en forma de bastón se denominan *bacilos*, los esféricos *cocos*, y los alargados y en forma de espiral *espirilos* (Figura 11-6). Las bacterias esféricas pueden adosarse en pares después de la división (diplococos), o pueden formar racimos (estafilococos), o cadenas (estreptococos). El organismo que causa la neumonía es un diplococo, mientras que los estafilococos son responsables de graves infecciones caracterizadas por forúnculos o abscesos.

Los bacilos aparecen más a menudo que los cocos como individuos aislados. Cuando los bacilos aparecen unidos lo hacen formando filamentos, ya que se dividen transversalmente. Estos filamentos tienen apariencia fúngica, y por eso a menudo se les denomina con el prefijo *myco-* (de la palabra griega que significa hongo). El actinomicete *Mycobacterium tuberculosis*, por ejemplo, es una bacteria de morfología alargada que forma filamentos de apariencia fúngica cuando crece en cultivo, pero no cuando crece dentro de su huésped; otros actinomicetes (ver Figura 11-5d) tienen formas de crecimiento similares. Las células de cianobacterias a menudo también se adosan en filamentos después de dividirse.

Pared celular

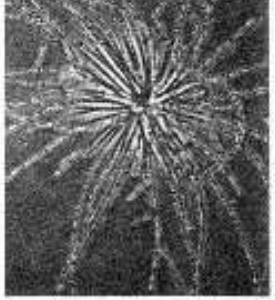
Hacia 1880 un microbiólogo danés, Hans Christian Gram, trabajando en una morgue de Berlín, descubrió que se podía determinar la presencia de la bacteria causante de la neumonía en tejidos infectados tiñéndolos con una tintura similar al cristal violeta, que aún se utiliza actualmente. Cuando las trataba con esta tintura la mayoría de las bacterias se teñían de púrpura. Gram estaba decepcionado porque no todas las bacterias retenían esta tintura, pero el descubrimiento se convirtió en una valiosa herramienta para la comprensión de la estructura de la pared celular de las bacterias, ya que se distinguieron diferentes tipos de bacterias. En la prueba que se utiliza actualmente, en primer lugar se tiñen las células, después se tratan con una solución diluida de yodina (que disminuye la solubilidad de la tintura púrpura porque ésta forma un complejo con la yodina) y finalmente se lavan con etanol que rápidamente separa la tintura de las paredes celulares de algunas bacterias, pero no de otras. Las bacterias que retienen la tintura púrpura aparecen de color púrpura y se denominan grampositivas; mientras que aquellas que la han perdido reciben el nombre de gramnegativas.

Más tarde se descubrió que la pared celular de las bacterias consiste en una matriz de disacáridos enlazados mediante cadenas cortas de aminoácidos (péptidos). La pared celular de las bacterias grampositivas, con espesores que oscilan entre 15 y 30 nanómetros, dependiendo de las especies, consiste en una sola macromolécula de este tipo, denominada *peptidoglucano*. La pared de las bacterias gramnegativas tiene una capa adicional, formada por grandes moléculas de lipopolisacáridos (polisacáridos unidos a lípidos) unidos a la capa de peptidoglucano. Las paredes celulares de las bacterias gramnegativas tienen un espesor de 10 nanómetros aproximadamente.

Las bacterias grampositivas y las gramnegativas reaccionan de manera distinta a los antibióticos. La penicilina, por ejemplo, bloquea la formación de las cadenas peptídicas en las bacterias grampositivas; sin estas cadenas, la célula se rompe durante el crecimiento al incrementar el tamaño. La penicilina no afecta a las bacterias gramnegativas, porque tienen la capa de lipopolisacáridos situada en la parte externa de la pared celular. Otro antibiótico muy usado, la actinomicina, es una molécula grande que interrumpe la síntesis de proteínas uniéndose a la doble hélice de DNA. La

(a)

(c)



(d)

(b)

11-7
Tres géneros comunes de cianobacterias y una forma relacionada:
(a) Oscillatoria, *que sólo se reproduce por fragmentación del filamento.*
(b) Calothrix (Gloeotrichia), *una forma filamentosa con heterocisto basal (ver página 184).* Gloeotrichia *es capaz de formar acinetos (células alargadas que desarrollan una capa externa resistente) justo por encima de los heterocistos.*
(c) *"Bolas" gelatinosas de* Nostoc *commune, habituales en balsas de agua dulce, cada una formada por cientos de filamentos.* (d) Thiothrix, *un género que carece de clorofila, pero que aparentemente está muy relacionado con las cianobacterias.* Thiothrix *obtiene energía mediante la oxidación de H_2S. Las cadenas de células, llenas de partículas de azufre, se unen al sustrato por la base (centro de la fotografía), formando así una roseta característica.*

molécula de actinomicina atraviesa fácilmente la pared celular de las bacterias grampositivas, pero no la de las bacterias gramnegativas. Así pues, se deben emplear otros antibióticos contra las bacterias gramnegativas; uno de los más usados es la eritromicina.

Las propiedades adhesivas de las células bacterianas individuales están determinadas por una capa formada por un entramado de fibras de polisacáridos llamada *glicocálix*. Si bien las bacterias no forman generalmente glicocálix cuando se cultivan en el laboratorio, en la naturaleza esta estructura puede jugar un papel clave en la iniciación y progresión de las infecciones bacterianas, permitiendo la adhesión de las bacterias a diferentes sustratos. Mediante reacciones enzimáticas que tienen lugar en el glicocálix, por ejemplo, ciertas bacterias son capaces de colonizar las superficies esmaltadas intactas de los dientes, así como otros sustratos aparentemente resistentes.

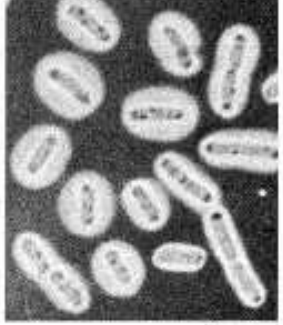
A menudo en la cara externa de la pared celular bacteriana se forma una capa gelatinosa: la *cápsula*. Aparentemente esta cápsula es segregada por el protoplasto bacteriano a través de la pared (Figura 11-8). Al igual que la pared, la cápsula se compone de polisacáridos, pero no está firmemente unida a la bacteria y se puede desprender fácilmente con un fuerte lavado.

Citoplasma

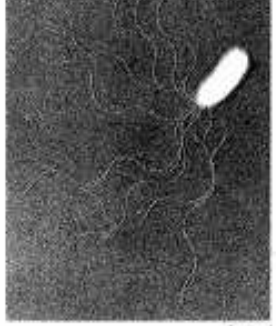
Como en todas las células, el citoplasma bacteriano está delimitado por una membrana plasmática que contiene muchos enzimas localizados en su cara interior. Incluidos en el citoplasma hay un buen número de ribosomas y de inclusiones granulares, así como una o dos áreas donde se concentra el DNA. Las bacterias normalmente tienen al menos dos áreas de DNA concentrado ya que la división celular va generalmente retrasada con respecto a la división del material genético. Cada una de dichas áreas está formada por un círculo cerrado de DNA de doble cadena de aproximadamente 700 a 1000 veces la longitud de la célula bacteriana.

Flagelos y pelos

Ciertos tipos de bacterias tienen flagelos helicoidales, rígidos y muy delicados, cada uno varias veces más largo que la célula a la que pertenecen. Los flagelos, que golpean rápidamente con un movimiento rotatorio, mantienen a la bacteria nadando constantemente de un sitio a otro. En comparación a su tamaño, las bacterias se mueven rápidamente —hasta 20 veces su diámetro



11-8
Microfotografía de individuos de Bacillus megaterium *dispersos en tinta china. Las cápsulas resaltan como halos translúcidos.*



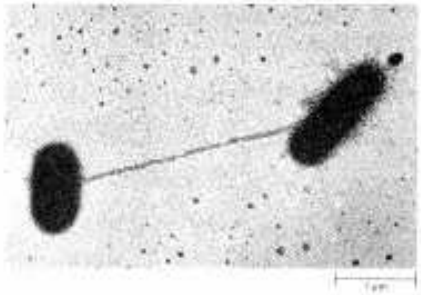
11-9
Flagelos en una célula de Pseudomonas maniglialis, *una bacteria común en los suelos. Es el causante de la podredumbre blanda de muchas vegetales carnosos y de otras plantas hortícolas.*

11-10
Un individuo de la bacteria Bdellovibrio bacteriovorus, *que parasita a otras bacterias. Esta bacteria, abundante en el suelo y en aguas residuales, se mueve mediante un único flagelo posterior. La célula parásita que se ve en la fotografía está anida a una célula en forma de bastón de* Erwinia amylovora, *la bacteria que causa el cáncer de fuego en perales y manzanos.*

o incluso más por segundo. No se conoce motilidad rotatoria entre los eucariotas, y se considera que la rotación constante de los flagelos bacterianos es única.

Los flagelos bacterianos se asemejan a los flagelos 9+2 de los eucariotas sólo en su forma general. Los flagelos bacterianos son largos (de 3 a 12 micrómetros), delicados y ondulados. Como sólo tienen de 10 a 20 nanómetros de diámetro son tan finos que normalmente no pueden observarse con las técnicas microscópicas ordinarias. En algunas bacterias se distribuyen uniformemente por toda la célula, mientras que en otras están restringidos a uno o a ambos polos celulares (Figuras 11-9 y 11-10). Cada flagelo bacteriano consta de una sola molécula rígida de la proteína flagelina, que emerge de la pared celular desde un complejo mecanismo de rotación que hay en su interior. En este mecanismo hay un anillo de rotación, que gira mediante fuerzas eléctricas, el cual a su vez se halla situado dentro de otro anillo estacionario más grande.

Los pelos son más cortos (no pasan de algunos micrómetros), más rígidos que los flagelos y sólo miden de 7,5 a 10 nanómetros de diámetro (Figura 11-11). Los pelos se presentan principalmente en las bacterias gramnegativas. Al igual que los flagelos, los pelos están formados enteramente de proteínas, si bien sus proteí-



11-11
Pelos en Escherichia coli. *El pelo largo de conjugación conecta dos células. Se pueden ver más pelos ordinarios recubriendo la célula bacteriana de la derecha.*

nas son diferentes de las de los flagelos y su estructura distinta. Durante la conjugación bacteriana se forman unos pelos especiales huecos; su función exacta se desconoce. Quizás actúan como puente para la transfe-

ciben estos quimiosensores afecta el movimiento de los flagelos.

Los individuos de *E. coli* se mueven rápidamente en líneas curvas, o "carreras" que duran aproximadamen-

rencia de DNA; quizá ponen en contacto las dos células en conjugación, o quizá tienen alguna otra función desconocida. Los pelos ordinarios evidentemente ayudan a la bacteria a buscar las superficies de membrana apropiadas y a fijarse a ellas. Un mejor conocimiento de la función de los pelos bacterianos puede ayudar a combatir las enfermedades bacterianas.

Características especiales de las cianobacterias

Los miembros del grupo fotosintético de bacterias conocidos como cianobacterias a menudo forman filamentos y pueden crecer en grandes masas de 1 metro o más de longitud. Algunos son unicelulares, unos pocos forman filamentos ramificados, y muy pocos forman láminas o colonias irregulares (Figuras 10-4b, c, 11-7, 11-12, y 11-13). Cualquier célula de cianobacteria (excepto los heterocistos) puede dividirse, y las subunidades resultantes separarse para formar nuevas colonias. Tal y como ocurre en otras bacterias filamentosas o coloniales, las células se adosan por sus respectivas paredes o mediante vainas gelatinosas, y por lo tanto cada célula tiene una vida independiente del resto; no obstante se han encontrado pequeños plasmodesmos en algunas cianobacterias.

Las células de cianobacterias que se encuentran en hábitats marinos o de agua dulce –especialmente las que habitan en la superficie del agua donde viven las comunidades microscópicas de organismos llamadas *plancton*– comúnmente contienen estructuras de forma irregular, translúcidas, denominadas vacuolas de gas. Estas vacuolas hacen posible y regulan la flotabilidad de los organismos, y permiten que floten a distintas profundidades dentro del agua. Cuando un determinado número de cianobacterias son incapaces de regular correctamente sus vacuolas de gas, debido por ejemplo a fluctuaciones extremas de temperatura o al suministro excesivo de oxígeno, pueden flotar en la superficie del agua y formar masas bien visibles llamadas "afloramientos". Algunos de las cianobacterias que forman estos "afloramientos" secretan sustancias químicas tóxicas para otros organismos que pueden morir en grandes cantidades.

El movimiento de las bacterias

A pesar de su estructura simple, las células bacterianas son capaces de responder a estímulos, y moverse hacia mayores concentraciones de oxígeno o alimentos. Las bacterias móviles como *Escherichia coli* son capaces de acercarse o alejarse de estímulos químicos mediante la rotación de sus flagelos; los individuos de *E. coli* tienen de seis a ocho flagelos. Las bacterias poseen quimiosensores específicos para una gran variedad de sustancias, como los azúcares. Después de detectar la presencia de moléculas atrayentes o repelentes, son capaces de acercarse o alejarse de las áreas en donde estas moléculas están concentradas.

(a)

(b)

11-12
(a) *Una célula de la cianobacteria* Anabaena azollae, *mostrando sus características principales visibles al microscopio electrónico. La vaina gelatinosa de esta célula ha sido destruida al preparar el espécimen para la observación microscópica. Este organismo está asociado al helecho flotante común* Azolla; *y es el responsable de la fijación de nitrógeno en el (ver Figura 10-8a y Capítulo 26).* (b) *Una trabajadora china recolectando Azolla de una charca para cultivarla y reintroducirla a los arrozales.*

Julius Adler y sus colegas de la Universidad de Wisconsin han calculado que *E. coli* tiene al menos 20 quimiosensores diferentes (de naturaleza proteica), 12 para atrayentes y 8 para repelentes. Las proteínas responsables de la búsqueda de los azúcares galactosa, maltosa y ribosa están localizados en el espacio periplasmático, entre la pared celular y la membrana citoplasmática. Otros quimiosensores, también proteínas, están asociadas a la membrana citoplasmática. Por algún mecanismo desconocido, la información que re-

te un segundo cada una. Cada serie de carreras se interrumpe frecuentemente por periodos de giros o vueltas que duran aproximadamente una décima de segundo. Después de cada periodo de giros o vueltas, la bacteria inicia la próxima carrera en una nueva dirección. La frecuencia de los periodos de vueltas controla la longitud de las carreras y, por lo tanto, la dirección global del movimiento. Si la bacteria está nadando en la dirección "correcta" se inhibe el periodo de vueltas; si está nadando en la dirección "incorrecta" la frecuencia de los saltos aumenta.

El resultaldo final de estos movimientos es que la bacteria migra hacia la fuente de un atrayente y se aleja de la fuente de un repelente. La presencia de un atrayente causa la rotación de los flagelos en sentido contrario al de las agujas del reloj; la adición de un repelente causa la rotación en el sentido de las agujas del reloj. Así pues, la natación sostenida es el resultado de la rotación de los flagelos en sentido contrario al de las agujas del reloj, y los giros o vueltas son el resultado de la rotación en el sentido de las agujas del reloj. En la natación sostenida los flagelos trabajan juntos en la parte posterior del organismo como un haz organizado, aunque se hayan originado en diferentes puntos de la superficie celular. Cuando los flagelos rotan en el sentido de las agujas del reloj el haz se deshace y la célula da vueltas. En tales circunstancias los flagelos rotan independientemente. Las respuestas de cada bacteria frente a estímulos externos son complejas si tenemos en cuenta su organización celular procariótica, y prefiguran las reacciones mucho más complejas halladas entre los eucariotas.

Algunos grupos de bacterias utilizan otros mecanismos para medir el ambiente externo. Por ejemplo, unas pocas especies de bacterias acuáticas sintetizan y transportan cristales de magnetita (Fe_3O_4), un mineral conocido también como piedra imán. Estas bacterias son capaces de orientarse en el campo magnético terrestre con la ayuda de dichos cristales, nadando constantemente en una dirección. Todas las que se han encontrado en el Hemisferio Norte nadan constantemente hacia el Norte y también hacia abajo, siguiendo siempre el campo magnético, el cual declina respecto a la horizontal. En el Hemisferio Sur, bacterias parecidas nadan en la dirección opuesta y también hacia abajo. Presumiblemente esta propiedad ayuda a la bacteria en la búsqueda del fondo rico en alimento de la charca donde vive.

Las cianobacterias filamentosas y otros grupos de bacterias carentes de flagelos (ver Figura 11-5e) tienen un tipo de locomoción totalmente distinto. La motilidad de estas bacterias consiste en un deslizamiento y puede incluir la rotación alrededor de un eje longitudinal. Los segmentos cortos que se rompen de una colonia de cianobacterias pueden deslizarse rápidamente a razón de hasta 10 micrómetros por segundo. Este movimiento puede estar relacionado con la expulsión de mucílago a través de pequeños poros de la pared celular, junto a la producción de ondas contráctiles en una

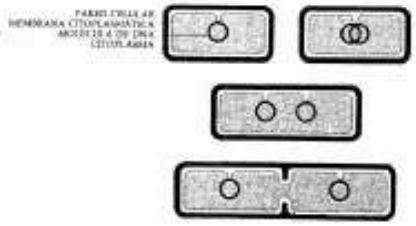
11-13
División celular en Anabaena. *Esta fotografía electrónica muestra una cadena de células en las que las mismas quedan adosadas a causa de la separación incompleta de la pared celular. A la izquierda se ve una célula en plena división. La primera célula a la izquierda de la cadena es un heterocisto (ver página 184). El tipo de división celular que se puede ver aquí, en el cual los márgenes de la célula crecen hacia el interior, es característico de todos los organismos, excepto de las plantas y de unos pocos géneros de algas, en los que se forma una placa celular.*

de las capas superficiales de la pared. Algunas cianobacterias tienen movimientos espasmódicos intermitentes.

Genética bacteriana

División celular

La principal forma de reproducción de las bacterias es asexual; simplemente cada célula aumenta su tamaño y se divide en dos células. En este proceso, llamado *fisión*, la membrana citoplasmática y la pared celular crecen hacia el interior, hasta acabar dividiendo la célula en dos (Figura 11-13). La nueva pared es más gruesa que las paredes celulares ordinarias y pronto se separa por la línea media longitudinal, dotando a cada



11-14
Diagrama esquemático que muestra el modo en que el DNA bacteriano se une a la membrana citoplasmática, que lleva a la distribución de una molécula de DNA a cada célula hija. Como puede observarse comparando con la Figura 11-1, el DNA en realidad es mucho más largo de lo que se ve aquí.

célula hija de una nueva pared celular. Las cadenas de bacterias se forman cuando la nueva pared celular se separa sólo parcialmente; dichas cadenas puede romperse en fragmentos multicelulares, que, en el grupo de

genética (Figura 11-16). Se ha calculado que, para un gen concreto, habría aproximadamente 1 célula mutante por cada 10^7 (10 millones) individuos. Un individuo de *Escherichia coli* tiene aproximadamente 5000 genes. Así pues, en un cultivo de esta bacteria hay aproxima-

fre, (3) bacterias purpúreas del azufre (ver Figura 7-2, página 96), (4) bacterias purpúreas no sulfureas, y (5) *Prochloron*. Al igual que las plantas, las bacterias fotosintéticas contienen clorofila. Las cianobacterias y *Prochloron* contienen clorofila a, la misma que los euca-

las cianobacterias, reciben el nombre de *homogonios*.

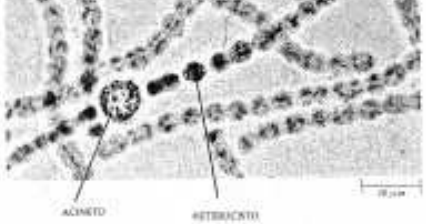
Se cree que la molécula de DNA de doble cadena, única y circular, que contiene la información hereditaria de la bacteria, se fija en un punto a la superficie interna de la membrana citoplasmática. Después de su replicación hay dos moléculas circulares idénticas unidas a la membrana citoplasmática. Cuando la célula se divide la nueva membrana citoplasmática y el nuevo material de la pared celular se van incorporando entre estos dos puntos de unión. Finalmente la membrana acaba cerrándose. Como resultado de este proceso, cada célula hija queda dotada con una molécula de DNA idéntica (Figura 11-14).

Algunas bacterias son capaces de formar *endosporas* de pared gruesa resistentes al calor y a la deshidratación. Las endosporas se forman mediante la división del protoplasma bacteriano en una o más porciones. Alrededor de cada porción, que incluye al DNA, se forma una envoltura esporal muy gruesa. Las endosporas pueden germinar para producir nuevos individuos después de décadas o incluso siglos. Las esporas resistentes que se forman en las cianobacterias reciben el nombre de *acinetos*. Los acinetos difieren fundamentalmente de las endosporas en que son células vegetativas engrosadas alrededor de las cuales se forma una fina envoltura (Figura 11-15). Los actinomicetes producen cadenas de endosporas en las células que están situadas al final de sus ramificaciones.

Recombinación genética

La recombinación genética en bacterias es el resultado de la transferencia de una porción de la molécula de DNA de una bacteria a otra. Este fragmento de DNA puede actuar simultáneamente con la molécula de DNA de la célula en la que entra produciendo directamente RNA mensajero, o puede incorporarse a la molécula de DNA (en círculo cerrado) de la célula receptora. Si se incorpora, la molécula de DNA alterada pasa a las células hijas junto al resto del material hereditario. El proceso de recombinación es el mismo tanto si los fragmentos pasan de una célula a otra por contacto directo (conjugación), como si son transportados al interior de la célula por un virus (transducción), o si entran en la célula en forma de DNA "desnudo" en solución (transformación).

Prácticamente todas las bacterias contienen pequeños fragmentos circulares de DNA, los *plásmidos* (ver Figura 11-1), además de la gran molécula de DNA circular, el *cromosoma bacteriano*. Algunos plásmidos pueden integrarse y replicarse con el cromosoma bacteriano. En algunas cepas bacterianas es frecuente la conjugación y la transmisión de tales fragmentos (ver Figura 11-1). Esta recombinación es importante en la dispersión de características como la resistencia a los antibióticos de un tipo de bacterias a otra. La ingeniería genética se basa principalmente en este proceso (ver Capítulo 30).



11-15
Los filamentos de Anabaena, una cianobacteria fijadora de nitrógeno, están formados por células en forma de barril contenidas en una matriz gelatinosa. La fijación de nitrógeno tiene lugar en unas células especializadas llamadas heterocistos. Al igual que Calothrix *(ver Figura 11-7b), Anabaena forma acinetos. Se pueden ver otras fotografías de Anabaena en las figuras 11-12 y 11-13.*

El material genético también puede pasar de una cepa de bacterias a otra mediante un proceso conocido como *transducción*. En este proceso, los virus bacterianos o *bacteriófagos* (ver Figura 12-1, página 186) pueden incorporar pequeñas porciones del cromosoma bacteriano en su material genético particular y transportarlo a otras bacterias. Entonces el DNA viral y el DNA bacteriano pueden incorporarse a los cromosomas de las nuevas cepas de bacterias huéspedes.

La *transformación* es otro tipo de recombinación genética de bacterias. En los primeros experimentos que sugirieron la existencia de transformación bacteriana estaba implicado el agente causante de un tipo de neumonía, *Diplococcus pneumoniae*. Esta bacteria forma dos tipos de colonias: rugosas (R) y lisas (S). Los individuos de las cepas que producen colonias S tienen cápsula y son virulentos (causantes de enfermedad). Ya en 1928, Frederick Griffith demostró que era posible transformar la cepa R innocua en la cepa S virulenta poniendo en contacto la cepa R con células de la cepa S tratadas previamente a altas temperaturas y, por lo tanto, muertas (ver Figura 8-2, página 118). Cuando las células bacterianas se lisan mediante tratamientos químicos o térmicos se liberan fragmentos de DNA, de manera que pueden pasar a otras células. La demostración de que el DNA era el material genéticamente activo implicado en estas transformaciones fue la primera evidencia directa del papel genético del DNA. Actualmente se sabe que la transformación ocurre en diferentes grupos de bacterias.

En las bacterias la mutación es una fuente de variabilidad mucho más importante que la recombinación

dadamente 1 célula mutante para algún gen por cada 2000 individuos; un 0,05 % de los individuos del cultivo podrían adquirir un fenotipo mutante en cada división celular. En un cultivo de aproximadamente 10^9 células (obtenido a partir de una célula que se haya dividido unas 30 veces) la frecuencia de mutantes podría ser de un $30 \times 0{,}05$ %, esto es, de un 1,5 %. Las bacterias se multiplican muy rápidamente. Una población de *E. coli* puede duplicarse en 12,5 minutos en condiciones óptimas; así pues el número de mutantes que se producen es muy alto. El efecto combinado de la mutación y la rápida multiplicación es el responsable de la extraordinaria adaptabilidad de las bacterias.

Metabolismo bacteriano

Bacterias heterótrofas

La mayoría de las bacterias son heterótrofas, organismos que no pueden fabricar compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas simples, pero que pueden obtenerlos a partir de compuestos orgánicos de otros organismos. Los *saprófitos* son el grupo más amplio de bacterias heterótrofas. Los saprófitos son organismos que obtienen sus nutrientes a partir de materia orgánica muerta. Las bacterias saprófitas y los hongos son los responsables de la descomposición y el reciclaje de la materia orgánica del suelo; muchos de los olores característicos que asociamos al suelo provienen de sustancias producidas por bacterias heterótrofas.

Bacterias fotosintéticas

Existen por lo menos cinco grupos de bacterias fotosintéticas: (1) cianobacterias, (2) bacterias verdes del azufre, (3) bacterias rojas del azufre, (4) bacterias rojas no sulfúreas y (5) bacterias fotosintéticas. Las clorofilas de otros grupos de bacterias fotosintéticas difieren en varios aspectos de la clorofila *a*, pero tienen la misma estructura básica (ver Figura 7-8, página 99).

Los colores característicos de estos grupos de bacterias están asociados a la presencia de algunos pigmentos accesorios diferentes que actúan en la fotosíntesis. En los dos grupos de bacterias purpúreas dichos pigmentos son carotinoides amarillos y rojos; en las cianobacterias, además de los carotinoides, hay siempre un pigmento azul, la ficocianina, y generalmente otro de color rojo, la ficoeritrina. En las cianobacterias la fotosíntesis es idéntica a la de los eucariotas fotosintéticos. Las células de cianobacterias contienen numerosas capas de membranas, paralelas entre sí, y masas de ribosomas. Las membranas son tilacoides fotosintéticos muy parecidos a los de los cloroplastos, aunque en las cianobacterias no se encuentran organizados dentro de cloroplastos. El principal hidrato de carbono de reserva de las cianobacterias es el glucógeno, al igual que en el resto de bacterias.

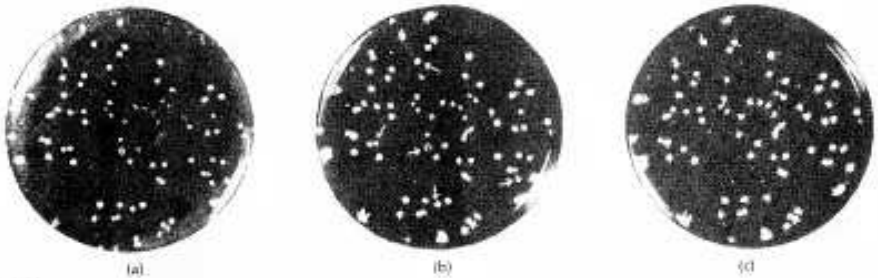
En la fotosíntesis de las bacterias verdes del azufre y purpúreas del azufre, los compuestos sulfurosos juegan el mismo papel que juega el agua en la fotosíntesis de los organismos que tienen clorofila *a*. Esto es,

$$CO_2 + H_2S \xrightarrow{luz} (CH_2O) + H_2O + 2S$$

Tal y como vimos en el Capítulo 7, la comprensión del curso de la fotosíntesis en las bacterias purpúreas del azufre fue lo que dio la clave a C. B. van Niel para proponer la ecuación general de la fotosíntesis,

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{luz} (CH_2O) + H_2O + 2A$$

donde H_2A es el dador de hidrógeno en general.



11-16
Placas de replicación para detectar la presencia de mutaciones en bacterias. La placa inicial es (a). Las colonias se han transferido de (a) a (b) y a (c) mediante un disco estéril de terciopelo de algodón que se ha presionado en la placa (a) y luego en las placas (b) y (c), situando el inóculo en la misma posición relativa. (a) y (b) muestran el crecimiento de colonias en un medio completo, que contiene todos los factores necesarios para el crecimiento, de los cuales carece la placa (c). Bajo estas condiciones, las colonias indicadas en (b) con flechas no crecen en la placa (c): son mutantes que estaban presentes en (a), pero que no se habían detectado.

Las bacterias fotosintéticas purpúreas no sulfúreas tienen otros compuestos como dadores de hidrógeno en la reacción fotosintética, incluyendo alcoholes, ácidos grasos y cetoácidos.

tution of Oceanography. *Prochloron* contiene clorofila *a*, clorofila *b* y carotinoides, los pigmentos fotosintéticos de las algas verdes y de las plantas (Figuras 11-2 y 11-17). Actualmente se sabe que *Prochloron* vive aso-

últimos años es el de las bacterias metanogénicas (productoras de metano). Estas bacterias son anaerobias estrictas; son comunes en los tractos digestivos del ganado vacuno y de otros rumiantes, en plantas de

trolar la infección de *Streptococcus*. Algunas bacterias y algunos hongos degradan los compuestos que contienen carbono y liberan CO_2 a la atmósfera. Los compuestos orgánicos vegetales más importantes en la naturaleza son la celulosa y la lignina, y el segundo lugar

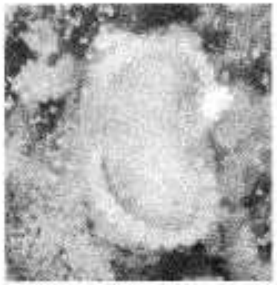
Debido a la necesidad de sulfuro de hidrógeno o de un sustrato similar, las bacterias fotosintéticas sulfúreas son capaces de crecer solamente en hábitats que contengan grandes cantidades de materia orgánica en descomposición, hábitats fácilmente reconocibles por su olor sulfuroso característico. En este tipo de bacterias el azufre elemental puede acumularse en depósitos dentro de la célula.

Halobacterium halobium, una de las bacterias purpúreas no sulfúreas, es un organismo extraordinario. Es común en lugares soleados que contengan altas concentraciones de sales, como alrededor de las salinas. Estas bacterias tienen en su membrana plasmática manchas de pigmento púrpura muy similar a la rodopsina, el pigmento de la visión en el ojo humano. Estas manchas son en realidad bombas accionadas por la luz que permiten a la bacteria bombear protones hacia el exterior, tal como ocurre en las mitocondrias durante la fosforilación oxidativa. (De entre las bacterias de vida libre, las bacterias purpúreas no sulfúreas son las más similares a las mitocondrias, orgánulos que en última instancia podrían haber derivado de este grupo de organismos.) Este proceso conduce directamente a la producción de ATP mediante la acción del enzima ATPasa, que está localizado en las áreas no púrpuras de la membrana citoplasmática. De este modo *Halobacterium* es, aparte los sistemas que contienen clorofila, la única unidad viviente capaz de convertir la luz solar en energía química a través del proceso de la fotosíntesis. *Halobacterium* es móvil y responde fototácticamente a la luz violeta, lo que sugiere que su pigmento (al igual que la rodopsina) detecta la luz.

El quinto grupo de bacterias fotosintéticas está compuesto por un solo género: *Prochloron*, que fue descubierto en 1970 por Ralph A. Lewin de la Scripps Insti-

(a)

(b)



(c)

11-17
Prochloron es una bacteria fotosintética muy inusual, que sólo vive en asociación simbiótica con el grupo de animales marinos conocidos como ascidias. (a) Prochloron es una fase larval de la ascidia Didemnum, *que ilustra el modo de dispersión de la bacteria. (b) Un individuo adulto de* Didemnum. *(c)* Didemnum *abierto, mostrando la masa sólida de* Prochloron *que se encuentra en su interior.*

tuto de Oceanografía, quien lo encontró en las ascidias en las costas tropicales y subtropicales. Bioquímicamente *Prochloron* tiene el conjunto de pigmentos que suponemos tenía el grupo de bacterias que, por simbiosis, originó los cloroplastos de las algas verdes (esta relación de parentesco será discutida más adelante en el Capítulo 15). Por otro lado, *Prochloron* se parece más a las cianobacterias que a los cloroplastos de las algas verdes y de las plantas en lo que se refiere a las secuencias de RNA ribosómico (rRNA). El parentesco y el posible papel evolutivo de *Prochloron* están bajo activa investigación.

Bacterias quimioautótrofas

Las bacterias quimioautótrofas obtienen la energía necesaria para sus reacciones de síntesis mediante la oxidación de moléculas inorgánicas como el nitrógeno, el azufre (ver Figura 11-7d) y compuestos de hierro, o bien de la oxidación de hidrógeno gaseoso. La oxidación de estos compuestos inorgánicos reducidos es su fuente de energía, al igual que la luz lo es para los organismos fotosintéticos. Su fuente de carbono, sin embargo, es la misma: el dióxido de carbono. Las bacterias que viven en las fosas marinas a temperaturas de hasta 360 °C son quimiosintéticas. Obtienen energía convirtiendo el sulfuro de hidrógeno en azufre elemental y con ello suministran la energía que mantiene al conjunto de comunidades que ocupan los fondos marinos en completa oscuridad.

Arquebacterias

Un grupo de bacterias quimioautótrofas que ha acaparado gran parte de la atención científica durante los tratamiento de aguas residuales, en ciénagas, y en las profundidades marinas. Muchas de nuestras reservas de gas natural fueron producidas en el pasado gracias a la actividad de bacterias metanogénicas. Algunas de estas bacterias producen metano a partir de dióxido de carbono e hidrógeno y obtienen energía de este proceso; otras son capaces de reducir el azufre elemental para formar sulfuro de hidrógeno.

Las bacterias metanogénicas son de morfología diversa, pero recientemente se ha demostrado (principalmente gracias a Carl Woese y sus colegas de la Universidad de Illinois) que la secuencia de bases de una porción de su rRNA varía muy poco entre los miembros del grupo. Esto se acepta como evidencia de que estas bacterias están estrechamente relacionadas por su origen. Sin embargo es sorprendente que estas secuencias difieran ampliamente de las de los rRNA correspondientes a otras bacterias y también de las de otros eucariotas. En estas secuencias, por ejemplo, las cianobacterias se parecen mucho más a *Escherichia coli* o a los actinomicetes que a ninguna de las bacterias metanogénicas. Las paredes celulares de las bacterias metanogénicas no contienen ácido murámico, al contrario que las de las demás bacterias, y su metabolismo parece ser fundamentalmente diferente. En 1984 se descubrió que una arquebacteria, *Methanosarcina*, era capaz de fijar el nitrógeno atmosférico, un descubrimiento muy interesante dado el limitado número de géneros que poseen esta habilidad.

A la luz de estas evidencias, se ha sugerido que las bacterias metanogénicas podrían haberse originado hace 3000 millones de años, cuando en la Tierra había una atmósfera anaerobia rica en CO_2 y H_2, y que han persistido en algunos hábitats favorables. Sus diferencias respecto a otras bacterias son tan grandes que se ha propuesto que las bacterias metanogénicas deberían considerarse un Reino aparte: el Reino Arquebacteria.

Halobacterium, junto a otros grupos de bacterias que habitan a temperaturas extremadamente altas en sustratos ácidos, comparte características con las bacterias productoras de metano. Por estas razones, todos estos organismos se agrupan en el propuesto Reino Arquebacteria.

Ecología bacteriana

Las bacterias del suelo

En las distintas etapas de los procesos de descomposición y reciclaje que ocurren en el suelo están implicados diferentes grupos de microorganismos. Tales comunidades naturales tienden a organizarse de una manera muy compleja (Figura 11-18). En una ocasión se encontró que una cepa de *Streptococcus*, que por sí misma no era resistente a la penicilina, era protegida por una cepa resistente a la penicilina de una bacteria del género *Bacteroides* que crecía a su alrededor: los individuos de *Bacteroides* degradan tan eficazmente la molécula de penicilina que éstas son incapaces de con-

las sustancias pépticas, el almidón y los azúcares. Se ha estimado que más del 90 % de la producción de CO_2 en la biosfera es el resultado de la actividad de bacterias y hongos.

Algunos microorganismos degradan las proteínas a péptidos, que posteriormente se hidrolizan en sus constituyentes aminoácidicos. Muchos organismos utilizan un proceso denominado amonificación para descomponer los aminoácidos, con la consiguiente liberación de iones amonio (NH^+; ver Capítulo 26). El amonio se puede oxidar a iones nitrito (NO_2^-) mediante la acción de las bacterias quimioautótrofas *Nitrosomas*, y los nitritos pueden ser oxidados a nitratos por la bacteria *Nitrobacter*. La conversión del amonio en nitritos y nitratos constituye el proceso de *nitrificación*. Este proceso libera energía que dichos quimioautótrofos utilizan para reducir el dióxido de carbono a hidratos de carbono. Otros grupos de bacterias son capaces de hacer el proceso inverso; es decir, convertir los nitratos en nitritos y, por último, en amonio.

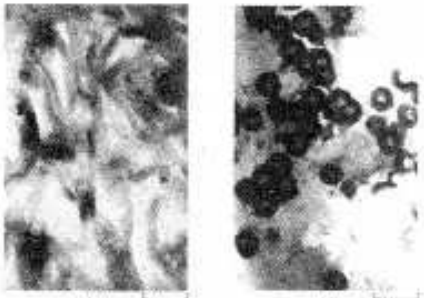
11-18
Esta fotografía sugiere la complejidad de interacciones que se dan entre los organismos del suelo. En ella se ven bacterias creciendo en una placa de agar a la que se ha añadido penicilina. En el centro de la placa hay una densa colonia de Staphylococcus epidermides, *perteneciente a una cepa de la bacteria que es resistente a la penicilina porque produce enzima penicilinasa, la cual descompone el antibiótico. A cada lado de la colonia de* Staphylococcus *podemos ver diminutas colonias de* Neisseria gonorrhoeae, *el agente causal de la gonorrea. Neisseria es susceptible a la penicilina, pero puede crecer en aquella parte del medio donde* Staphylococcus *ha descompuesto el antibiótico.*

LAS BACTERIAS Y EL COMBUSTIBLE FÓSIL

La desnitrificación, la conversión de los nitratos en nitrógeno gaseoso o en óxido nitroso, implica una pérdida de nitrógeno del suelo. El proceso inverso, que tiene una gran importancia biológica, es la *fijación de*

Convencionalmente se ha creído que los depósitos de petróleo, carbón y gas natural se originaron a partir de plancton marino y de masas de vegetales que crecían en ciénagas y otros lugares similares en condiciones cálidas y suaves. Actualmente parece que las bacterias que descomponen los restos de estos organismos fueron los agentes más importantes en la creación de estos depósitos. Algunos estudios realizados en Francia han revelado evidencias bioquímicas de la existencia de estas bacterias en el petróleo y más recientemente se las ha podido encontrar con la ayuda del microscopio electrónico.

En la Universidad Nacional de Canberra, Australia, la geóloga Maryam Gilkson concentró el material orgánico de esquistos ricos en petróleo datados en 120 millones de años, lo secó, lo embebió en resina y lo seccionó para estudiar al microscopio electrónico. Con este procedimiento encontró varios grupos de bacterias semejantes a formas marinas vivientes que descomponen algas y otros materiales orgánicos; otros restos son semejantes a cianobacterias. Los resultados preliminares de la Dra. Gilkson sugieren que las actividades bacterianas pueden tener menos importancia en la formación de petróleo en lugares de agua dulce que en los mares.



(a) (b)

Estas bacterias proceden de esquistos ricos en petróleo de Queensland, Australia, e ilustran los hallazgos de Miryam Gilkson. Estos esquistos son del Cretácico y tienen alrededor de 120 millones de años. (a) Bacterias filamentosas, probablemente cianobacterias, que a veces pueden observarse en división. Estas restos bacterianos, junto a la abundancia de restos calcáreos en el conjunto de fragmentos de roca de los esquistos, llevaron a la Dra. Gilkson a concluir que las cianobacterias fueron los principales agentes en la formación del material orgánico de estos esquistos. (b) Bacterias en forma de rosquilla semejantes a Flectobacillus marinus. Estas bacterias descomponen a los protistas planctónicos y ocasionalmente se encuentran en los depósitos de petróleo que, en parte, son el resultado de su actividad.

nitrógeno. De todos los organismos vivos, sólo unos pocos géneros de bacterias son capaces de fijar nitrógeno. Entre ellas tiene un papel destacado la bacteria simbiótica *Rhizobium* (ver Capítulo 26), que forma nódulos en las raíces de las leguminosas y de algunas otras plantas. Los actinomicetes están implicados en la formación de nódulos en muchas plantas leñosas como el aliso (*Alnus*), las miricas (*Myrica*) y las lilas de montaña (*Ceanothus*). Los actinomicetes, que son eficientes fijadores de nitrógeno, tienen una gran influencia en la acumulación de nitrógeno en los suelos (Figura 11-19). Además, algunas bacterias fijadoras de nitrógeno están normalmente asociadas a las raíces y en ocasiones a las hojas de las plantas, donde utilizan los exudados vegetales ricos en hidratos de carbono y a cambio proporcionan nitrógeno en forma utilizable. Muchas bacterias de vida libre, incluidas en las cianobacterias, también juegan un papel importante en la fijación de nitrógeno.

El azufre se hace aprovechable para las plantas (que no pueden utilizar azufre elemental) gracias a la acción de bacterias quimioautótrofas, como *Thiobacillus*, que oxida el azufre elemental a sulfato

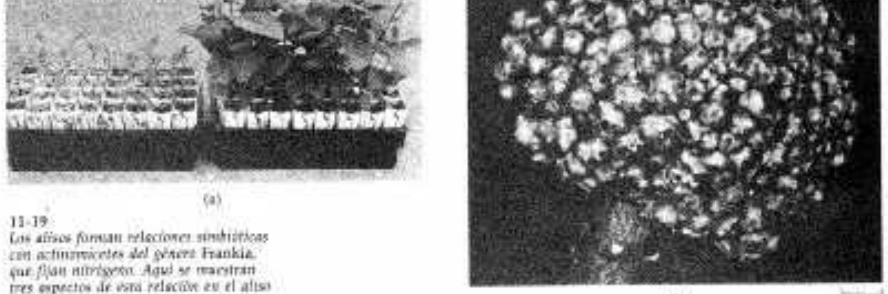
$$2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 4H^+ \cdot 2SO_4^{2-}$$

Las plantas acumulan sulfatos, y el azufre que contienen se incorpora a la estructura de las proteínas. La degradación de las proteínas (discutida como un aspecto del ciclo del nitrógeno en el Capítulo 26) libera aminoácidos, algunos de los cuales contienen azufre (Figura 11-20). Un cierto número de bacterias son capaces de descomponer estos aminoácidos y liberar así sulfuro de hidrógeno. Ciertos microorganismos del suelo, como *Desulfovibrio*, reducen el sulfato a H_2S.

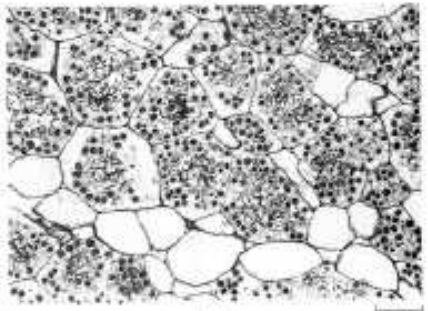
Bacterias parásitas y simbióticas

Algunas bacterias heterótrofas se nutren de materia orgánica de otros organismos que están aún vivos. Las bacterias causantes de enfermedades (patógenas) pertenecen a este grupo, al igual que otras formas no patógenas. Algunas de estas bacterias tienen poco efecto sobre sus huéspedes, y otras son beneficiosas. Por ejemplo, si se eliminan las bacterias que habitan el tracto intestinal humano (como sucede con una terapia de antibióticos prolongada) los tejidos se vuelven mucho más vulnerables a las bacterias y hongos causantes de enfermedades. En el ganado vacuno y en otros rumiantes las bacterias digieren la celulosa que los animales ingieren y fabrican azúcares que son aprovechables por sus huéspedes, que de otra manera serían incapaces de utilizar la hierba y las hojas como fuente de alimento. Otra interacción bacteriana de importancia crítica es el beneficio mutuo que existe entre las bacterias simbióticas del género *Rhizobium* y las leguminosas (discutido en el Capítulo 26).

En general, los microbios y otros parásitos causan enfermedades cuando interfieren con uno o más procesos fisiológicos esenciales del organismo que invaden.

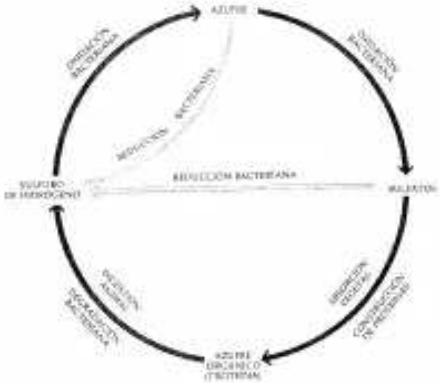


(a) (b)



(c)

11-19
Los alisos forman relaciones simbióticas con actinomicetes del género Frankia, *que fijan nitrógeno. Aquí se muestran tres aspectos de esta relación en el aliso rojo,* Alnus rubra, *estudiado por John Torrey y sus colegas del Harvard Forest en Massachusetts. (a) Plántulas de aliso creciendo en diferentes mezclas de suelo después de ser inoculadas con Frankia. Las plántulas de la izquierda no han sido inoculadas y no tienen nódulos; mientras que las de la derecha han sido inoculadas y han formado abundantes nódulos. (b) Nódulo en una raíz de aliso. (c) Fotografía de una sección de un nódulo radicular, teñido con azul de toluidina, mostrando las células corticales llenas de Frankia. La hifa llena el centro de las células infectadas y las partes terminales hinchadas de los filamentos, llamados vesículas, llenan la periferia. Probablemente el enzima fijador de nitrógeno, la nitrogenasa, está situado en estas vesículas.*



11-20
Ciclo del azufre. Sin las actividades de bacterias y hongos, el carbono, el nitrógeno, el azufre y otros elementos quedarían atrapados en las moléculas a las que fueron incorporados. Los habitantes heterótrofos del suelo degradan moléculas orgánicas complejas en sustancias que pueden entrar en otros ciclos biológicos. Sin el reciclaje de las sustancias orgánicas, todos los organismos pronto quedarían colapsados por los productos de su propio metabolismo. La liberación de grandes cantidades de sulfuro a la atmósfera por la oxidación de combustibles fósiles está modificando en gran manera el ciclo natural del azufre.

Cuando sus efectos son intensos, la enfermedad se considera grave. Si el organismo huésped muere prematuramente, la relación no resulta del todo favorable al parásito, que debe buscar otro individuo huésped. Si *Legionella* son gramnegativas; las enfermedades ¸se causan se pueden curar con eritromicina.

Las bacterias juegan un importante papel en la deterioración de los alimentos y otros materiales orgánicos

tas enfermedades contribuyen sustancialmente a la octava parte que aproximadamente se pierde de la cosecha mundial a causa de las enfermedades. Casi todos los tipos de plantas son susceptibles a las enfer-

fracasa en su intento él también moriría.

Enfermedades humanas

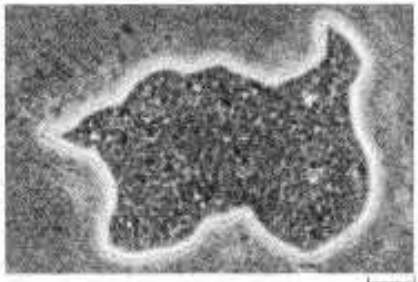
Algunas enfermedades humanas son causadas por bacterias transportadas por el aire. Entre las más conocidas están la neumonía bacteriana, causada por *Diplococcus pneumoniae*, la tos ferina, causada por *Bordetella pertussis*, y la difteria, causada por *Corynebacterium diphtheriae*. Este último organismo produce una potente sustancia tóxica que circula rápidamente por todo el cuerpo y causa serios daños a la musculatura cardíaca, al tejido nervioso y a los riñones. Actualmente la difteria es una enfermedad rara, porque casi todos los niños son inmunizados contra ella durante la infancia. Las bacterias del género *Streptococcus* causan otras enfermedades graves transportadas por el aire, como la escarlatina, la fiebre reumática, y otras infecciones. La tuberculosis, causada por *Mycobacterium tuberculosis*, es todavía una causa importante de fallecimientos entre los seres humanos, a pesar de las mejoras habidas en los últimos métodos de detección. Sin embargo, el número de casos citados en Estados Unidos disminuye: en la década de los 70 se citaban 30 000 casos por año, mientras que a mediados de los 80 se citan unos 20 000 casos por año.

Un número importante de enfermedades originadas por bacterias se dispersa a través de los alimentos o del agua. Algunos ejemplos son la fiebre tifoidea y paratifoidea (causadas por bacterias del género *Salmonella*) y la disenteria bacilar (causada por *Shigella dysenteriae*). Otras, como el tifus, causado por *Rickettsia prowazekii*, se dispersan mediante insectos vectores. La brucelosis, causada por bacterias del género *Brucella*, afecta por igual al ganado vacuno y a los seres humanos. Normalmente el hombre la contrae bebiendo leche o comiendo productos lácteos obtenidos de vacunos contaminados. La pasteurización de la leche destruye a *Brucella*, y la enfermedad actualmente es infrecuente en aquellas partes del globo donde se emplea este proceso. Ciertas cepas de *Escherichia coli*, una bacteria entérica común, causan las diarreas que generalmente presentan los viajeros.

La enfermedad de los legionarios, que se dispersa por el agua, fue detectada por primera vez en 1976, cuando una misteriosa dolencia pulmonar mató a 34 miembros de la Legión Americana que asistían a una conferencia en Filadelfia. Actualmente se sabe que el causante de esta enfermedad es una bacteria pequeña, flagelada y en forma de bastón asignada al género *Legionella*. Esta bacteria, común en aguas cálidas, entra y se multiplica rápidamente en los monocitos, un tipo de glóbulo blanco que normalmente juega el principal papel defensivo contra muchos microorganismos. Se ha estimado que la enfermedad de los legionarios afecta anualmente a cerca de 50 000 personas en los Estados Unidos, causando una forma grave de neumonía que resulta fatal para un 15 % o un 20 % de sus víctimas si no se trata adecuadamente. Las especies de almacenados, y algunas de ellas son muy patógenos para el hombre. La contaminación de alimentos por *Clostridium botulinum* es rara pero extremadamente peligrosa (Figura 11-21). Las endosporas de dicha especie pueden sobrevivir a un corto período de ebullición, y luego producir colonias prósperas en el interior de latas y recipientes cerrados. La contaminación de alimentos por *Staphylococcus* es bastante común pero, afortunadamente, es mucho menos grave. En los últimos años algunas cepas virulentas de *Staphylococcus* han causado infecciones graves. La mayoría de estas cepas son resistentes a la penicilina y algunas producen el enzima penicilinasa, que destruye el antibiótico. A menudo estas bacterias resistentes entran en contacto con hongos productores de penicilina y muchas veces crecen junto a ellos en la naturaleza, por lo tanto esta resistencia les confiere una ventaja natural (ver Figura 11-18).

Enfermedades de los vegetales

Muchas de las enfermedades de los vegetales importantes económicamente están asociadas a bacterias. Es-



11-21
Colonia de Clostridium botulinum. *La intoxicación alimentaria (botulismo) que sufren los consumidores de alimentos enlatados contaminados está asociada a la supervivencia de las esporas de esta bacteria. Éstas son extremadamente resistentes al calor y en algunas ocasiones persisten en los alimentos que no se han tratado apropiadamente. Clostridium botulinum, que crece sólo en ausencia de oxígeno, produce una poderosa toxina en el interior de latas y recipientes cerrados. La toxina se puede destruir hirviendo el alimento unos 15 minutos. Esta toxina es la más potente que se conoce: 1 gramo puede ser suficiente para matar a 14 millones de personas. El botulismo es raro en Estados Unidos: entre 1980 y 1985 se citaron 124 casos.*

mente destructivas (Figuras 11-13 y 11-22).

La mayoría de las bacterias patógenas de plantas son bacilos, y casi todas aparecen primariamente en su planta huésped como parásitos. Los síntomas causados por dichas bacterias patógenas son muy variadas, aunque el más común es la aparición de manchas de diferentes tamaños en el tallo, las hojas, las flores y los frutos (Figura 11-23). Casi todas estas manchas bacterianas están causadas por dos géneros estrechamente relacionados, *Pseudomonas* y *Xanthomonas*.

Algunas de las enfermedades más destructivas para las plantas, como los cancros, la podredumbre blanda y los marchitamientos son también causadas por bacterias. Los cancros se caracterizan por el rápido desarrollo de necrosis (áreas decoloradas y muertas) en tallos, hojas y flores. El cancro de fuego en manzanos y perales puede acabar matando árboles jóvenes en una sola estación (ver Figura 11-3). El patógeno de este cancro es el bacilo *Erwinia amylovora*. La podredumbre

11-22
Esta población del cactus gigante (Carnegiea gigantea), situada a 1000 metros de altitud en la ladera Sur de las montañas de Santa Catalina, cerca de Tucson, Arizona, fue atacada por la bacteria Erwinia carnegieia después de un debilitamiento por frío en enero de 1962.

11-23
Ejemplos de bacterias patógenas de vegetales y tipos de síntomas que causan.

EL CÁNCER DE LOS CÍTRICOS

blanda bacteriana se da más habitualmente durante el almacenaje de órganos carnosos de vegetales, como las patatas y cebollas, o en frutos carnosos, como tomates y berenjenas. La podredumbre blanda más destructiva

ciados a ellas. La mayoría de estas enfermedades presentan síntomas de amarilleos y atrofias. Todos los intentos de cultivar MLO obtenidos a partir de tejidos vegetales han sido infructuosos.

Algunos semiprolasmas, semiplasmas alargados, fi-

Uno de los desastres más dramáticos de los últimos años producido por enfermedades bacterianas en vegetales empezó en agosto de 1984, cuando en los viveros del Parque Avon de Florida se descubrieron plántulas de cítricos enfermas, con motas amarillas y marrones. Se diagnosticó que las plántulas estaban afectadas por el cáncer de los cítricos, una enfermedad causada por una de las más de 100 variedades fitopatógenas de *Xanthomonas campestris*. Otras variedades de esta especie son responsables de enfermedades en melocotoneros, judías, coles y otras plantas, pero la cepa que afecta a los cítricos presenta problemas especiales para los fruticultores. Cuatro meses después del descubrimiento inicial, en un esfuerzo para controlar la enfermedad, quedaron destruidas en Florida más de 7 millones de plántulas, y por primera vez en Estados Unidos se destinaron importantes fondos para investigar esta enfermedad.

Los síntomas del cáncer de los cítricos, lesiones en los tallos, hojas y frutos, se extienden rápidamente a todas las plantaciones, y la bacteria se dispersa fácilmente en los cestos, ropas, plantas que se transportan y de muchas otras formas. Hay variaciones considerables entre las diferentes cepas de la bacteria que infecta los cítricos, las cuales difieren en su sintomatología, en los tipos particulares de cítricos que infectan y en las áreas que afectan.

Antes del ataque de 1984, hacía 40 años que no se citaba el cáncer de los cítricos en Florida. ¿Por qué se dio este nuevo ataque? Desgraciadamente no se había conservado ningún ejemplar de la bacteria que causó la enfermedad en la década de los 30, ejemplar que habría sido muy valioso para compararlo con las características de la nueva cepa. La nueva cepa pudo haber venido del exterior; entre 1971 y 1983 se interceptaron en diferentes puertos de entrada a los Estados Unidos por lo menos 3 800 lotes de frutos infectados por el cáncer de los cítricos, lo que ilustra la gran importancia económica de la inspección agrícola. La industria del cítrico de Florida, que manejó una suma de 2 500 millones de dólares en 1983, sólo podrá recuperarse cultivando variedades de cítricos resistentes, como las de Japón. Aproximadamente el 58 % del zumo de naranja que los americanos bebieron a principios de los 80 procedía de Florida, y el 35 % de Brasil.

(a)

(b)

El cáncer de los cítricos se dispersa rápidamente en Florida desde que reapareció en 1984. (a) Cáncer en frutos y hojas de naranjo. (b) Lesiones en el tronco de un naranjo.

es la causada por el género *Erwinia*.

Los marchitamientos vasculares bacterianos sólo afectan a las plantas herbáceas. La bacteria invade los vasos xilemáticos y se mueve y se multiplica en ellos. Como consecuencia, la bacteria interfiere en el movimiento de agua y nutrientes inorgánicos y finalmente se produce el marchitamiento y muerte de la planta. La bacteria a menudo destruye porciones de las paredes de los vasos y puede causar su ruptura. Después se dispersa a los tejidos parenquimáticos adyacentes, donde continúa multiplicándose. En algunos marchitamientos bacterianos, la bacteria rezuma por la superficie de los tallos o de las hojas a través de ranuras que se forman en cavidades llenas de restos celulares, goma y bacterias. Más comúnmente, sin embargo, la bacteria no alcanza la superficie del vegetal antes de que la planta afectada muera. Entre los ejemplos más importantes están el marchitamiento bacteriano de la alfalfa y el de la habichuela (cada uno causado por una especie diferente de *Corynebacterium*), el de las cucurbitáceas, como las calabazas y los melones (causado por *Erwinia tracheiphila*), y la podredumbre negra de las crucíferas, como la col (causada por *Xanthomonas campestris*).

Los miembros de otro grupo importante de bacterias, el género *Agrobacterium*, causan agallas en el cuello de la raíz de los vegetales. Son de gran importancia en la ingeniería genética y serán discutidos en el Capítulo 30.

Micoplasmas

Los micoplasmas, un grupo de bacterias que poseen las células más pequeñas que se conocen, pueden medir sólo 0,1 micrómetros de diámetro. Cada célula de micoplasma consta de una membrana citoplasmática, DNA, RNA, ribosomas, proteínas solubles, azúcares y lípidos. Los micoplasmas carecen de núcleo y de orgánulos delimitados por membranas y tampoco tienen pared celular. Un individuo probablemente contiene menos de 650 genes, aproximadamente la quinta parte de los que se encuentran en una sola bacteria común.

Los micoplasmas que se han aislado hasta ahora han sido clasificados en seis géneros, con unas 50 o 60 especies asignadas al género *Mycoplasma*. Secuenciando una porción de los RNA ribosómicos de este género, C. R. Woese y sus colaboradores llegaron a la conclusión de que todos los géneros, excepto uno, están relacionados entre sí y que probablemente derivan de una sola línea bacteriana que incluye a *Bacillus* y *Lactobacillus*. El género excluido, *Thermoplasma*, aparentemente adquirió de manera independiente las características de micoplasma. Todos los micoplasmas, sin embargo, parecen ser bacterias que han simplificado su estructura durante la evolución.

Además de los micoplasmas que se han encontrado en tejidos animales, también se han hallado organismos parecidos a los micoplasmas (MLO) en más de 200 especies vegetales, implicados en enfermedades o aso-

nos y helicoidales que son móviles en medio líquido y pueden medir más de 10 micrómetros de longitud y menos de 0,2 micrómetros de diámetro– se han cultivado en medios artificiales. Entre éstos está *Spiroplasma citri*, que en los cítricos causa una enfermedad caracterizada por entrenudos cortos que dan lugar a un crecimiento en forma de mata rígida y hojas cloróticas, y otra caracterizada por hojas cloróticas, poco desarrolladas y a menudo deformadas. Entre los espiroplasmas también se encuentran otros patógenos vegetales (Figura 11-24). Los espiroplasmas exhiben en cultivo vigorosos movimientos de rotación. La prueba de patogenicidad, en la que se demuestra que los organismos aislados a partir de tejidos enfermos son los que realmente causan la enfermedad, sólo ha resultado positiva en muy pocas especies de espiroplasmas aislados.

Los MLO generalmente están situados en los tubos cribosos del floema. Se cree que los organismos se mueven pasivamente de un tubo criboso a otro a través de los poros de las placas cribosas junto a la solución azucarada que se transporta por el floema (Figura 11-25). Sin embargo, los espiroplasmas móviles también pueden dispersarse por el tejido de forma activa.

Cianobacterias

Las cianobacterias ("algas verdeazuladas") merecen una mención especial por los papeles ecológicos tan variados que desempeñan, y por el hecho de que han sido consideradas como "plantas" más a menudo y hasta hace menos tiempo que otros grupos de bacterias. Aunque se han propuesto más de 7500 nombres para especies de cianobacterias, los estudios experimentales más recientes sugieren que como mucho exis-

11-24
Espiroplasmas aislados de plantas atrofiadas de maíz (Zea mays).

ten unas 200 especies distintas no simbióticas. Estas especies a menudo cambian de apariencia bajo las diferentes circunstancias en que las podemos hallar. Por ejemplo, *Microcoleus vaginatus* se encuentra en suelos húmedos o en agua dulce o salobre desde el Norte de Groenlandia hasta la Antártida, y desde el fondo del Valle de La Muerte hasta la cima del monte Pike. Los estudios de este organismo han revelado que, en condiciones ambientales cambiantes, una sola colonia puede experimentar cambios tan extremos que sus miembros parecen docenas de especies diferentes.

Al igual que otras bacterias, las cianobacterias crecen algunas veces en ambientes extremadamente inhóspitos, desde las aguas termales hasta los helados lagos de la Antártida, donde se han encontrado recientemente formando masas exuberantes, de un grosor de 2 a 4 centímetros, en aguas situadas a 5 metros por debajo de los hielos permanentes. El color verdoso de algunos osos polares de los zoológicos se debe a colonias de cianobacterias que se desarrollan dentro de los pelos

(a)

(b)

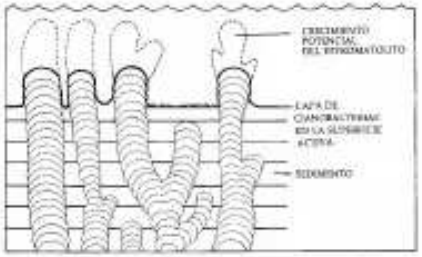
11-25
(a) Organismos parecidos a los micoplasmas que aparentemente atraviesan una placa criba en una inflorescencia joven de cocotero (Cocos nucifera) afectada por una enfermedad caracterizada por un amarillo letal. (b) Población demasiada de cocoteros, ahora semejantes a postes telefónicos, en Jamaica. Este tipo de amarillo ha sido el responsable de la muerte de muchos géneros de palmeras en Florida y en otros lugares.

Muchas cianobacterias tienen una envoltura o vaina mucilaginosa, a menudo completamente pigmentada, sobre todo aquellas especies que algunas veces viven en hábitats terrestres. Según las especies, las vainas

por debajo de un valor umbral. Como se ha mencionado anteriormente, algunas cianobacterias forman esporas resistentes llamadas acinetos, las cuales tienen una estructura y una función muy diferentes que las de los heterocistos.

en su RNA ribosómico. Sobreviven en hábitats inusuales que debieron existir en épocas tempranas de la historia terrestre.

La mutación, combinada con una elevada tasa de reproducción, es la fuente de variabilidad más importante en las bacterias. También se da recombinación genética, que implica



11-26
Los estromatolitos se producen cuando las colonias floreciente de bacterias acumulan carbonato de calcio en estructuras en forma de cúpula, como las que se ven en el diagrama y en la fotografía, o en otras estructuras de formas más complejas. Los estromatolitos son abundantes en el registro fósil pero actualmente sólo se forman en unos pocos ambientes adecuados como los que se dan en las zonas de marea de Schark Bay en el oeste de Australia.

huecos que forman sus pelajes. Las cianobacterias fueron las primeras colonizadoras de la nueva isla de Surtsey, cerca de Islandia, después de su erupción y de su aparición por encima del nivel del mar. Por otro lado, no se encuentran en aguas ácidas, donde abundan las algas eucariotas.

Los depósitos estratificados de yeso, llamados estromatolitos (Figura 11-26), que tienen un registro geológico continuo de 2700 millones de años, se producen cuando las colonias de cianobacterias consolidan sedimentos ricos en calcio. Actualmente sólo se forman estromatolitos en unos pocos sitios determinados, como en las lagunas poco profundas de climas cálidos y secos. Su abundancia en el registro fósil evidencia la frecuencia de estas condiciones en el pasado, cuando las cianobacterias jugaban un papel decisivo aumentando el nivel de oxígeno libre en la atmósfera terrestre.

pueden ser de color dorado, amarillo, marrón, rojo, verde esmeralda, azul, violeta, y negro azulado. Además, los carotinoides y las ficobilinas presentes en las células de las cianobacterias también modifican su color. A pesar de su nombre, sólo la mitad de las especies de "algas verdeazuladas" son realmente de color verdeazulado. Por cierto, el Mar Rojo debe su nombre a las densas concentraciones, o "aflorámientos", de especies planctónicas de *Trichodesmium*, una cianobacteria que contiene vacuolas.

Muchas cianobacterias marinas viven sobre sustratos calizos o ricos en cal como las algas coralinas (ver página 247) y las conchas de los moluscos. Algunas especies de agua dulce, particularmente las que viven en aguas termales, a menudo depositan finas capas de cal entre sus colonias. En el Parque Nacional de Yellowstone, la cianobacteria filamentosa *Mastigocladus* se encuentra en agua caliente a temperaturas de hasta 55 °C, y la bacteria unicelular *Synechococcus* a temperatura de hasta 73 °C o 75 °C. Las cianobacterias son abundantes en los suelos, incluyendo los suelos desérticos con cifras típicas de 20 000 a 50 000 individuos por gramo.

Muchos géneros de cianobacterias pueden fijar nitrógeno. En las regiones cálidas de Asia el arroz puede crecer continuamente gracias a la presencia de cianobacterias fijadoras de nitrógeno. Aquí las cianobacterias, sobre todo los miembros del género *Anabaena*, viven a menudo asociadas al helecho acuático flotante *Azolla*, que tiene una relación casi obligada con ellos (ver página 534). Gracias a su capacidad de fijar nitrógeno, las cianobacterias, así como los líquenes, hepáticas y otros organismos con los que pueden establecer simbiosis, son capaces de colonizar áreas descubiertas de rocas y suelo. En el mar, las especies de *Trichodesmium* fijan una cuarta parte del total de nitrógeno fijado en el mar, una cantidad enorme.

La fijación de nitrógeno en las cianobacterias tiene lugar dentro de los *heterocistos*, unas células grandes que se forman en las especies filamentosas (ver Figuras 11-13 y 11-15). Las paredes de un heterocisto son idénticas a las de cualquier otra célula de cianobacteria, pero por fuera de la pared los heterocistos forman una envoltura de dos capas. La capa externa está formada por un polisacárido, y la capa interna es de glucolípidos. Dentro de los heterocistos, las membranas de la cianobacteria están reorganizadas en disposiciones reticulares a concéntricas. Como los heterocistos carecen de fotosistema II (Capítulo 7), la fosforilación cíclica que ocurre en ellos no desemboca en la producción de oxígeno; el oxígeno presente es rápidamente reducido por el hidrógeno, un subproducto de la fijación de nitrógeno, o es expelido a través de la pared celular del heterocisto. La nitrogenasa es sensible a la presencia de oxígeno. La fijación de nitrógeno es un proceso anaerobio. La formación de heterocistos en *Nostoc* y otros géneros se inhibe con la presencia de amonio o nitratos, pero los heterocistos vuelven a aparecer cuando la cantidad de estas sustancias nitrogenadas disminuye

Las cianobacterias pueden vivir como simbiontes dentro de algunas esponjas, amebas, protozoos flagelados, ciertas diatomeas, briófitos, plantas vasculares y comicetes. Cuando viven como simbiontes algunas cianobacterias pueden carecer de pared celular. En estas circunstancias, actúan como los cloroplastos. Las cianobacterias simbióticas se dividen al mismo tiempo que su célula huésped mediante un proceso similar a la división de los cloroplastos. La relación de las cianobacterias con la evolución de algunos grupos particulares de eucariotas se examinará en el Capítulo 15.

RESUMEN

Las bacterias (los procariotas) carecen de núcleo organizado y de orgánulos rodeados de membrana y no se reproducen sexualmente. El material genético está incorporado un una única molécula circular de DNA de doble cadena. Excepto los micoplasmas y los espiroplasmas, todas las bacterias tienen paredes celulares rígidas. En todos los grupos, excepto en Arquebacterias, esta pared consta de una enorme molécula de peptidoglucano y en algunos también hay una cubierta de lipopolisacáridos en la cara externa. Las bacterias son fundamentalmente unicelulares, a pesar de que las células pueden quedar adheridas después de la división y formar filamentos u otras estructuras de apariencia pluricelular.

Muchas especies bacterianas son heterótrofas; comparten con los hongos el papel de descomponedores en el ecosistema mundial y son enormemente abundantes. Como grupo, las bacterias son extremadamente versátiles en cuanto a su metabolismo: la mayoría de las bacterias son heterótrofas, pero algunas son fotosintéticas (fotoautótrofas) y otras son quimioautótrofas. Algunas bacterias son aerobias, otras anaerobias obligadas, y otras son anaerobias facultativas. Determinados géneros juegan un importante papel en los ciclos del nitrógeno, del azufre, y del carbono. Ciertas bacterias son patógenas importantes, tanto de animales como de vegetales.

Las bacterias fotosintéticas incluyen al menos cinco grupos distintos, dos de los cuales, las cianobacterias y *Prochloron*, contienen la misma clorofila a que se encuentra en todos los eucariotas fotosintéticos. Las bacterias quimiosintéticas obtienen energía de la oxidación de moléculas inorgánicas. Algunas oxidan proteínas y aminoácidos convirtiendo el amonio en nitritos, mientras que otros géneros son capaces de convertir los nitritos en nitratos; por lo tanto estas bacterias juegan un papel indispensable en el ciclo del nitrógeno. Además, muchas bacterias son capaces de fijar nitrógeno atmosférico. Las cianobacterias fueron las responsables de la deposición de las formaciones estratificadas de yeso conocidas como estromatolitos.

Las células bacterianas pueden tener forma de bastón (bacilos), esferoidal (cocos), o helicoidal (espirilos). Si la pared celular no se divide completamente, las células hijas pueden quedar adheridas en grupos, en filamentos o formando masas compactas. Las bacterias pueden tener flagelos y ser móviles. Los flagelos están situados por toda la célula o bien en un polo. La rotación de los flagelos mueve la bacteria por el agua y lo capacita para moverse hacia las fuentes de nutrientes y para alejarse de las sustancias tóxicas de forma eficaz. Las bacterias también pueden tener unas estructuras más cortas en forma de bastón denominadas pelos. Algunas bacterias se mueven por deslizamiento.

Las Arquebacterias son un grupo de bacterias, muchas de ellas metanogénicas, que tienen una secuencia de bases única

la transferencia de DNA de una célula a otra. La recombinación genética se puede producir por conjugación, por transformación (incorporación pasiva de fragmentos de DNA del medio), o por transducción (inyección de DNA en la célula bacteriana mediante la acción de un bacteriófago).

SUGERENCIAS PARA LECTURAS POSTERIORES

BLAKEMORE, R.P., and R.B. FRANKEL: Magnetic Navigation in Bacteria. *Scientific American* 245 (6): 58-65; Diciembre 1981.
Un fascinante texto sobre cómo se orientan las bacterias en los campos magnéticos.

BROCK, THOMAS D. *Biology of Microorganisms*. 3.ª ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1979.
Una interesante y a menudo entretenida presentación de la microbiología, incluyendo algas y protozoos, con especial énfasis en la célula y su ecología.

CARR, N.G., and B.B. WHITTON (Eds.): *The Biology of Cyanobacteria*. University of Carolina Press, Berkeley, 1982.
Un tratado comprensible sobre cianobacterias, con contribuciones de numerosos expertos.

DICKINSON, C.H., and J.A. LUCAS: *Plant Pathology and Plant Pathogens*, 2.ª ed., Halsted Press, John Wiley & Sons, Inc., 1982.
Una clara introducción a la fitopatología, objeto de considerable interés y de importancia económica.

KROGMANN, DAVID W.: "Cyanobacteria (Blue-Green Algae) Their Evolution and Relation to Other Photosynthetic Organisms", *BioScience* 31: 121-124; 1981.
Una revisión concisa e interesante del grupo.

MARAMOROSCH, K.: "Spiroplasmas: Agents of Animal and Plant Diseases", *BioScience* 31: 374-380; 1981.
Una buena revisión de este fascinante grupo de bacterias patógenas sin pared celular.

MARGULIS, LYNN: *Early Life*, Science Books International, Publishers, Portola Valley, Calif., 1982.
Un texto excelente sobre la historia evolutiva de las bacterias.

ROBERTS, DANIEL A., and CARL W. ROTHROYD: *Fundamentals of Plant Pathology*, 2.ª ed., W. H. Freeman and Company, New York, 1984.
Un texto puesto al día de las enfermedades de los vegetales, así como de los organismos que las causan.

SONEA, S., and M. PANISET: *A New Bacteriology*, Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston, Mass., 1983.
Un libro corto y maravilloso que presenta una clara visión de las bacterias como organismos vivos.

STARR, M. P., et al. (Eds.): *The Prokaryotes. A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria*. Springer-Verlag, New York, 1981.
El tratado definitivo sobre bacterias que, en sus 169 capítulos en dos volúmenes, da una comprensiva información puesta al día.

TORTORA, G. J., B. R. FUNKE, and CHRISTINE L. CASE: *Microbiology. An Introduction*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.
Un texto de fácil lectura, bien organizado, que nos describe todos los aspectos básicos de la biología de bacterias, virus y eucariotas microscópicos.

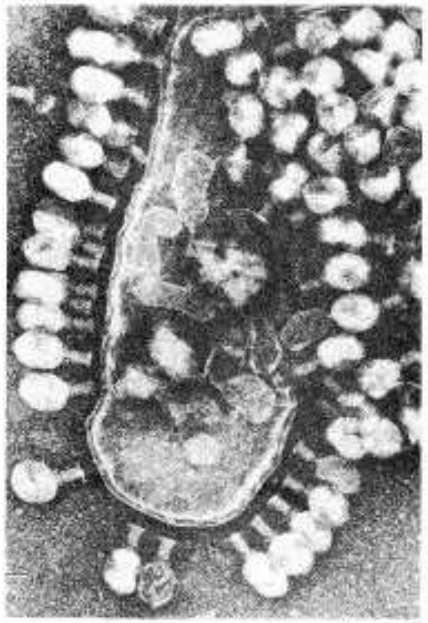
WOESE, C. R.: "Archaebacteria", *Scientific American* 244(6): 98-122; Junio 1981.
Un relato interesante de las teorías de Carl Woese sobre las distinciones del grupo.

CAPÍTULO 12

Las células de los diferentes organismos pueden contener simultáneamente uno o más tipos de virus característicos; por lo tanto podríamos suponer que existen millones de tipos diferentes de virus. No obstante, en ocasiones, los virus aislados de un huésped determinado

Como se ha mencionado anteriormente, los virus sólo pueden multiplicarse en el interior de una célula huésped viva. Muchos de ellos son extremadamente específicos respecto al tipo de célula en la cual se

Virus



12-1
Virus bacteriano (T2) infectando una célula de Escherichia coli. *Algunos de los virus han introducido su DNA en el interior de la célula bacteriana, la cual ha comenzado a lisarse o romperse.*

Un virus está constituido fundamentalmente por un genoma que se autorreplica en el interior de una célula huésped utilizando directamente la maquinaria de la célula para sintetizar las proteínas y los ácidos nucleicos víricos (Figura 12-1). Puesto que ningún virus puede crecer o replicarse por sí mismo, los virus no se consideran seres vivos atendiendo a la definición de vida normalmente aceptada. Están constituidos por secuencias altamente organizadas de ácidos nucleicos, ya sean DNA o RNA, de una sola cadena o de dos cadenas, según los diferentes tipos de virus. Todos los virus tienen una cubierta proteica o cápside, la cual encierra al ácido nucleico. Algunos virus tienen también una envoltura rica en lípidos que rodea por fuera a la cápside. La cubierta de proteína o lipoproteína determina las superficies a las cuales un tipo particular de virus quedará adherido. Además, protege al ácido nucleico cuando el virus pasa de una célula huésped a otra.

Los virus son muy importantes para nosotros debido a que se hallan ampliamente distribuidos en las células de las plantas y de otros organismos, así como al hecho de que son los responsables de numerosas enfermedades del hombre, tales como la viruela, la varicela, el sarampión, las paperas, la gripe, el resfriado (frecuentemente complicado con infecciones bacterianas secundarias), las hepatitis infecciosas, la fiebre amarilla, la polio, la rabia, los herpes y el SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida). También causan muchas enfermedades a otros animales y plantas. Algunos de los virus que infectan a las plantas están estrechamente relacionados con algunos de los que infectan a los animales. Los virus causan enfermedades debido a que frecuentemente provocan serias alteraciones en el funcionamiento de las células que invaden. Muchas de las enfermedades víricas de los animales pueden ser prevenidas mediante la inmunización, un proceso cuya eficacia fue descubierta por primera vez para la viruela por el médico rural inglés Edward Jenner en la década de 1790. Sin embargo, una vez establecidas, las enfermedades víricas son relativamente difíciles de controlar debido a que no responden a la acción de los antibióticos. Finalmente, el sistema inmunitario del animal responde y limita futuras invasiones del virus.

do afectan a otro tipo de huésped, muy diferente del primero. Por lo tanto, es difícil establecer conclusiones precisas acerca del número de virus diferentes que existen. En el caso de los virus de plantas se han descrito aproximadamente unos 400, agrupados en unos 25 grupos distintos. Los virus no sólo infectan a todas las especies de eucariotas en las que se ha investigado este hecho, sino que también son frecuentes en bacterias. Los virus que afectan a las bacterias se denominan *bacteriófagos* ("comedores de bacterias") o simplemente *fagos*. Los fagos son una de las herramientas más importantes de la biología molecular moderna. Hemos adquirido una gran cantidad de conocimientos sobre la genética y la síntesis de proteína a partir del estudio de sus interrelaciones con las bacterias. Los virus son muy utilizados en los estudios sobre replicación de DNA, regulación de genes, transcripción, síntesis de RNA, traducción y biología del cáncer, tanto en bacterias como en eucariotas. Los virus son sistemas naturales de transferencia y expresión de genes; de esta manera, se han convertido en herramientas indispensables en la biotecnología moderna como poderosos vectores de genes para bacterias, animales y, más recientemente, para células vegetales. La utilización de virus como vectores de genes en plantas sin duda se generalizará considerablemente en un futuro próximo y tendrá un impacto importante tanto en agricultura como en botánica básica. Además, los científicos están comenzando a considerar la utilización de virus, además de bacterias, para hacer que las células produzcan algunas moléculas de interés.

Un cierto número de virus que causan enfermedades en insectos y en otras plagas han sido investigados como agentes de control biológico. Ya han sido obtenidos algunos éxitos notables; por ejemplo, en los Estados Unidos, la lombriz del maíz *(Heliothis zea)* ha sido controlada efectivamente mediante un virus. Estos métodos de control no tienen los efectos indeseados que pueden producirse por el uso repetido de ciertos tipos de pesticidas químicos. Además, los virus parecen ser altamente específicos para la plaga que se desea controlar.

NATURALEZA DE LOS VIRUS

La existencia de los virus fue reconocida por primera vez cuando se descubrió que los agentes responsables de la enfermedad del mosaico del tabaco podían pasar a través de los filtros de porcelana utilizados normalmente para retener bacterias. El tamaño de los virus oscila entre unos 17 y unos 300 nanómetros de diámetro. Tienen, pues, un tamaño comparable al de algunas moléculas. Un átomo de hidrógeno tiene aproximadamente 0,1 nanómetros de diámetro y una molécula de proteína mide como mucho unos pocos cientos de nanómetros.

puedan multiplicar. Los virus llevan a cabo los procesos de biosíntesis en la célula huésped utilizando sus propios ácidos nucleicos para "ordenar" al huésped la producción de nuevas partículas víricas. De esta manera, se produce una competencia con el material genético de la célula huésped a la hora de regular las funciones celulares (ver Figura 8-3, página 119). Por ejemplo, los virus del resfriado se multiplican en las membranas mucosas del tracto respiratorio, produciendo los síntomas que todos conocemos. La capacidad de los virus para infectar tipos específicos de células es limitada; de hecho, una de las técnicas empleadas para la rápida identificación de bacterias desconocidas consiste en exponerlas a una serie de virus de bacterias conocidos (bacteriófagos) y observar cuáles de ellos destruyen a la bacteria que queremos identificar (ver Figura 12-1). De forma inversa, la respuesta de una serie de especies de plantas expuestas a un virus desconocido, junto con otras técnicas, puede ser utilizada para identificar a dicho virus.

Hasta la década de los años 1930, los virus se consideraban bacterias extremadamente pequeñas. A partir de 1933 se empezaron a acumular evidencias en contra de esta opinión. En esas fechas, Wendell Stanley, un científico que trabajaba en el Rockefeller Institute, preparó un extracto de un virus común –el virus del mosaico del tabaco– a partir de plantas infectadas y lo purificó. El virus purificado precipitó en forma de cristales. La cristalización es uno de los tests más importantes para determinar la pureza de un compuesto químico. En consecuencia, era evidente que las partículas víricas eran químicamente mucho más simple que los organismos vivos. Sin embargo, cuando estos cristales, que tenían forma de agujas, se redisolvían y se aplicaban de nuevo a hojas de tabaco, los síntomas característicos de la enfermedad del mosaico del tabaco

12-2
Partículas del virus del mosaico del tabaco (TMV) tal y como se ven al microscopio electrónico.

tan sólo unos pocos genes; por ejemplo, el virus del mosaico del tabaco tiene sólo tres genes.

Propiedades infecciosas de los virus

plo, algunos bacteriófagos están formados por fragmentos de DNA que transportan una o más partes del genoma bacteriano. Por medio de entrecruzamientos con el genoma bacteriano, estos virus pueden quedar incorporados a él. A estos

a veces reciben nombres en latín, como las bacterias. A continuación nos referiremos a algunos de los principales tipos de virus.

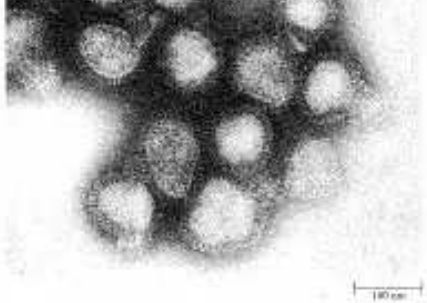
Las cápsides proteicas de las partículas víricas están rodeadas, o incluso son reemplazadas, por envolturas ricas en lípidos, como ya se mencionó anteriormente. De entre estas envolturas sobresalen espinas formadas por glucoproteínas y lípidos. Las propiedades de las moléculas que forman las estructuras externas de un virus –cápside, envoltura o espinas– determinan sus propiedades infecciosas. Por ejemplo, un virus que penetra en una célula animal debe primero unirse a una molécula receptora específica de la membrana citoplasmática de la célula. Sin embargo, los virus de plantas se introducen a través de fisuras y se desconoce la existencia de receptores específicos.

La forma en que se producen infecciones víricas puede ilustrarse con el virus de la gripe (Figura 12-7). Las características de las glucoproteínas de las espinas de las partículas del virus de la gripe determinan su capacidad para infectar. Estas propiedades se modifican mediante mutaciones o recombinaciones. La inmunidad frente a un virus es fruto de la inmunidad frente a las proteínas específicas de sus envolturas protectoras. Por lo tanto, las nuevas cepas víricas que resultan de mutaciones y recombinaciones pueden infectar a poblaciones que estaban inmunizadas. Las características de las espinas del virus de la gripe cambian constantemente como resultados de estos procesos y por tanto la capacidad de infección de las distintas cepas cambia a su vez.

Los intervalos de tiempo entre epidemias de gripe reflejan seguramente el tiempo necesario para que una nueva cepa del virus se estabilice. La gripe es la única enfermedad infecciosa que aparece periódicamente como una amenazadora epidemia global. En el invierno de 1968-69, sólo en Estados Unidos, se detectaron más de 50 millones de casos de gripe de Hong Kong, llegando a morir unas 70 000 personas. La gran epidemia de gripe de 1918-19, que se desplazó rápidamente por todo el mundo en tres oleadas, causó más de 20 millones de muertos. Otras enfermedades víricas, incluidas las de las plantas, seguramente también se extienden cuando cambian las características de sus cápsides o de sus envolturas, pero son menos conocidas que la gripe.

REPLICACIÓN DE LOS VIRUS

Muchos virus se despojan de sus cápsides y, en el caso de que las tengan, de sus envolturas antes de comenzar a replicarse. En algunos, como el bacteriófago T4, la cápside queda fuera de la célula huésped; en otros, la cápside y, en el caso de que exista, la envoltura, se desprenden en el interior; existen todavía otros virus cuyas cápsides y envolturas son digeridas por los enzimas de la célula huésped. En algunos virus, por lo menos parte de las proteínas víricas deben penetrar en la célula y permanecer asociadas con el ácido nucleico



12-7
Virus de la gripe. Alrededor de muchas partículas víricas se pueden ver las espinas de la cubierta.

vírico, debido a que son enzimas indispensables para la replicación del virus, como, por ejemplo, las polimerasas. Cuando el genoma vírico se libera de su cápside y de su envoltura (en el caso de que exista) y se encuentra en el interior de la célula huésped, puede ocurrir una de dos cosas, en el caso de que la combinación huésped-virus sea posible:

1. El virus puede multiplicarse utilizando la maquinaria genética de la célula. La multiplicación del virus tiene lugar en tres etapas. En la primera, los ácidos nucleicos del virus hacen que las células huésped produzcan nuevos enzimas víricos. En segundo lugar, se sintetizan los ácidos nucleicos víricos y las proteínas estructurales, cada uno de ellos en las cantidades necesarias. Finalmente estos materiales se ensamblan para dar lugar a nuevas partículas víricas. Generalmente estas fases se superponen y con frecuencia implican una cuidadosa regulación genética, lo que conduce a la producción de muchas (en ocasiones millares) nuevas partículas de virus en cada célula. Cuando el proceso de multiplicación se ha completado, las nuevas partículas de virus escapan de la célula huésped, lo cual implica normalmente su muerte. Se dice entonces que dicha célula ha sufrido una *lisis* (del griego *lysis*, rotura) y que los virus que provocan tales efectos en la célula son virus *líticos*. Los procesos infecciosos no siempre desembocan en lisis. Muchos virus de animales se liberan mediante la formación de yemas en la membrana celular, mientras que los virus de plantas se desplazan a las células adyacentes a través de los plasmodesmos y finalmente a través de los tejidos vasculares llegan al resto de las partes de la planta.
2. Los virus pueden fijarse en la célula huésped como una parte estable de su genoma. Por ejemplo, algunos bacteriófagos se les llama bacteriófagos *temperados* debido a que no producen lisis de la célula mientras permanecen incorporados al cromosoma bacteriano. En este estado el virus se considera un *profago*. Los virus implicados en la transducción (página 174) son fagos temperados. Tan sólo hay unos pocos virus de animales que se comporten de esta manera y no se conoce ningún virus de plantas que lo haga.

En los virus con DNA, como el virus vacunal que causa una especie de viruela en el ganado vacuno, el DNA vírico dirige la síntesis de toda una serie de diferentes moléculas de RNA mensajero, las cuales, a su vez, controlan la producción de distintas proteínas. El DNA que contienen estos virus puede estar formado por una o por dos cadenas.

En la mayoría de los virus con RNA, como el virus del mosaico del tabaco, el RNA está formado por una sola cadena. Este RNA vírico se autorreplica mediante la formación de una cadena complementaria que sirve como molde para la síntesis de nuevas moléculas víricas de RNA. El RNA del virus utiliza los ribosomas de la célula huésped y actúa como RNA mensajero. De esta manera es responsable de la síntesis de enzimas y de las proteínas de la cubierta del virus.

La actividad vírica puede afectar profundamente al metabolismo de la célula huésped. En algunas cepas de una especie del género de bacterias *Clostridium*, las toxinas letales asociadas al botulismo sólo se producen con la participación activa y continuada de bacteriófagos específicos. Las células bacterianas no infectadas no producen esta toxina. Aún más sorprendente es que si otros bacteriófagos específicos infectan la misma cepa, ésta produce las toxinas que están asociadas a la gangrena gaseosa y a otras muchas enfermedades de animales. Hasta ahora se había considerado que los organismos causantes del botulismo y de la gangrena gaseosa eran especies diferentes de *Clostridium*; en la actualidad se piensa que son la misma especie de bacteria, infectada por diferentes bacteriófagos. De la misma manera, se han descrito nuevas especies de plantas y hongos cuyas características distintivas se ha demostrado posteriormente que son debidas a infecciones de virus.

DIVERSIDAD DE LOS VIRUS

No se sabe cuántos tipos de virus existen. Conforme se investiga la presencia de virus en más organismos, se descubren nuevas variedades. A los virus no se les nombra con binomios en latín, sino que reciben diferentes nombres dependiendo del grupo al que pertenezcan. Los bacteriófagos se nombran con fórmulas, como T17 (la letra T significa "tipo"). Los virus de las plantas se designan con varias palabras, como el "virus del mosaico del tabaco" o TMV. Los virus de animales

Virus con RNA

Los virus que tienen una sola cadena de RNA reciben la calificación de positivos (+) o negativos (–) dependiendo, respectivamente, de si el RNA actúa directamente como mensajero en la infección o si es necesaria la síntesis de una cadena complementaria que actúa como molde para la producción del RNA mensajero del virus. A su vez, los virus RNA(+) con frecuencia se dividen en dos grupos, atendiendo a la presencia o ausencia de cubierta. Por ejemplo, el virus del mosaico del tabaco es un virus RNA(+) sin cubierta. La poliomielitis está causada también por un virus RNA(+) sin cubierta, así como la afiosa, una importante enfermedad del ganado vacuno. Algunos virus RNA(+) sin cubierta son también responsables de una tercera parte de los resfriados que sufren los seres humanos.

Los virus RNA(+) con cubierta incluyen a muchos de los *arbovirus*, o virus transmitidos por artrópodos, un grupo que causa muchas enfermedades importantes, sobre todo en los trópicos. La fiebre amarilla, que es transmitida desde monos infectados a seres humanos a través de mosquitos, está causado por un arbovirus perteneciente a este grupo, al igual que los retrovirus (tratados en la página 194).

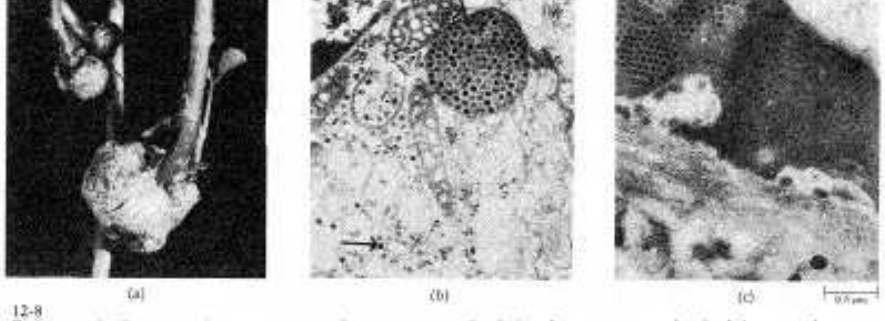
Entre los virus RNA(–) se encuentran los virus causantes de la rabia, el sarampión y las paperas, así como la enfermedad de Newcastle en aves y el moquillo en varios animales. Todas estas enfermedades, excepto la rabia, están causadas por paramixovirus, que son virus complejos, con cubiertas y que pueden llegar a alcanzar los 300 nanómetros de diámetro. Internamente son parecidos al virus del mosaico del tabaco al tener una proteína que rodea al RNA siguiendo una disposición helicoidal. Los virus de la gripe (ver página 190) son también virus RNA(–). Al igual que todos los virus que se han mencionado hasta ahora, los virus RNA(–) tienen una sola cadena de ácido nucleico. También existen virus RNA con doble cadena, como algunos virus productores de tumores en plantas (Figura 12-8), los cuales raramente se replican ni en la planta ni en el artrópodo que actúa de vector.

Virus con DNA

Los virus con doble cadena de DNA son los agentes infecciosos responsables de las verrugas (virus de los papilomas) y de los herpes (virus herpe). Diferentes virus herpe causan las ulceraciones que aparecen en los labios por efecto de resfriado o procesos febriles, herpes genitales, varicela y herpes zóster, mononucleosis, algunos cánceres humanos, así como infecciones sistémicas mortales en recién nacidos. Otro grupo de virus con DNA de doble cadena, los virus del tipo de la viruela, incluye a los virus más complejos que se conocen, como el virus vacunal. La hepatitis B está causada por un virus con cadena de DNA *parcialmente* doble (la hepatitis A está causada por un virus RNA).

12-8). Las enfermedades víricas de plantas son casi siempre transmitidas de una planta a otra por invertebrados, como insectos o nematodos. Los insectos chupadores, como por ejemplo áfidos y cicadélidos trans-

Recientemente se ha producido un interesante descubrimiento en el que está implicado un tipo de virus llamado virus del mosaico necrótico del arroz, el cual impide el desarrollo de las plantas de arroz infectadas.



(a) (b) (c)

12-8
Tumores producidos por un virus en el trébol dulce blanco (Melilotus alba). (b) Partículas del virus del tumor tinciadas con una flecha) en una fotografía al microscopio electrónico de una célula de la planta huésped. (c) El cicadélido chupador Agallia constricta es el vector que transmite el virus de este tumor. Fotografía al microscopio electrónico de una célula epidérmica de este insecto. Los virus se están produciendo en el área con forma de colmena de la parte superior izquierda de la fotografía. En la parte oscura de más abajo se ven algunas partículas víricas individuales. Al igual que la mayoría de los virus de vegetales, este virus tiene una doble cadena de RNA.

Se conocen dos grupos de virus con DNA, los caulimovirus y los geminivirus, que infectan a las plantas. Las características moleculares de los geminivirus son particulares: son pequeñas partículas que casi siempre están en parejas formadas por dos icosaedros incompletos. Dentro de cada par hay dos moléculas de DNA que sólo provocan infecciones si están juntas, es decir, los geminivirus parecen ser virus DNA con el genoma dividido. El mosaico dorado de las judías es un ejemplo de enfermedad causada por un geminivirus. Esta enfermedad es transmitida por insectos homópteros de la familia Aleyrodidae. Otra enfermedad de este tipo es el virus rayado fino del maíz, transmitido por homópteros de la familia Cicadellidae.

El virus del mosaico de la coliflor, que es transmitido por áfidos, es un ejemplo de enfermedad de plantas causada por un caulimovirus, un virus DNA de doble cadena. Las partículas víricas son icosaedros. Existen algunas interrupciones en la molécula de DNA que evitan un excesivo enrollamiento. Actualmente los caulimovirus están siendo investigados intensamente puesto que, alterados genéticamente en la forma adecuada, pueden ser herramientas de utilidad para introducir genes de interés en plantas.

ENFERMEDADES VÍRICAS DE PLANTAS

Se conocen más de un millar de enfermedades de plantas causadas por virus, en las cuales hay implicados más de un centenar de virus diferentes (Figura

12-9
Flores listadas de tulipanes de Rembrandt. El rayado está causado por una infección vírica.

miten regularmente virus de una planta a otra al transportar parte del fluido que han aspirado del floema o de las células epidérmicas (ver Capítulo 27). Algunos de estos virus se multiplican en las células del vector animal, además de en las células de las plantas a las que causan la enfermedad.

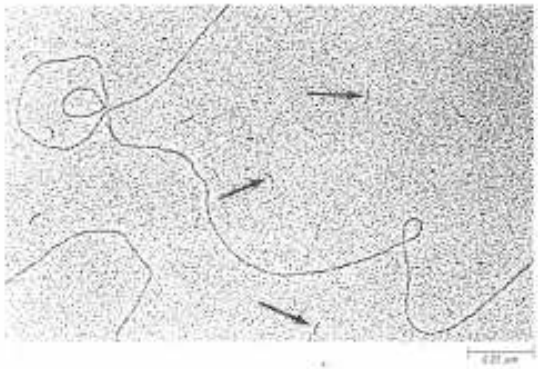
Los efectos más comunes producidos en las plantas por los virus son necrosis, caracterizadas por zonas de tejido muerto, y mosaicos, en los cuales las hojas u otras partes de la planta aparecen moteadas. En los mosaicos se forman áreas de color verde claro o amarillento en las hojas o en otras partes verdes, formando desde pequeñas salpicaduras hasta largas hileras o bandas. A veces toda la planta infectada adquiere un color más claro de lo normal. Casi todos los mosaicos están causados por virus. Las manchas y estrías amarillas de las hojas de algunas apreciadas variedades hortícolas pueden estar causadas por virus; la apariencia variegada de algunas flores es el resultado de infecciones víricas que se han transmitido de una a otra generación (Figura 12-9).

Los virus de los mosaicos afectan sobre todo al tejido parenquimático de las plantas, reduciendo o incluso eliminando de allí los cloroplastos. Otros virus pueden establecerse en los fluidos ricos en sacarosa del floema, el cual finalmente acaba muriendo. Las enfermedades víricas reducen en gran medida la productividad de muchos y diferentes cultivos en todo el mundo; se hallan presentes en una gran variedad de plantas. Es posible producir plantas libres de virus mediante cultivos de meristemas. En este método un pequeño ápice en crecimiento, que puede estar libre de virus, es extraído de la planta madre e inducido a formar todo un nuevo individuo. Estos métodos han incrementado las cosechas de algunos cultivos, como la patata y el ruibardo.

En 1982, S. K. Ghosh, del Central Research Institute de la India, descubrió que había otras plantas (como el yute, un importante cultivo que proporciona un material basto con el que se confeccionan arpilleras y sogas) que crecían mejor cuando estaban infectadas por este virus que cuando no lo estaban. No se ha encontrado todavía una explicación satisfactoria para este fenómeno, pero el ejemplo ilustra la compleja naturaleza de las interacciones virus-planta y el papel esperanzador que juegan en un futuro desarrollo económico.

Con la excepción de los geminivirus y de los caulimovirus, que ya se comentaron, los virus de las plantas son virus RNA. Dada la gran cantidad de enfermedades que causan, es fácil darse cuenta de que estos virus son abundantes y variados. Con unas pocas excepciones, entre ellas los comovirus (en los cuales las cápsides están formadas por dos tipos de proteínas), las cápsides de los virus vegetales están formadas por una sola proteína. La característica más sorprendente de los virus RNA de las plantas es la frecuencia con que presentan genomas divididos. Bastantes de estos virus tienen un genoma constituido por más de una molécula de RNA, cada una de las cuales está empaquetada en una cápside proteica separada, aunque idénticas entre sí. Todavía encontramos un mayor número de virus que tienen desde dos hasta cuatro moléculas de RNA de diferente tamaño, cada una en una cápside individual, de forma que las partículas víricas pueden ser heterogéneas en forma y densidad. La forma en que estas moléculas individuales de RNA interaccionan y provocan la infección de las plantas varía de un grupo a otro. Al igual que sucede en otros virus RNA(+), la replicación de los virus vegetales se produce en dos etapas: formación de una cadena (−), utilizando el RNA original como molde y a continuación formación de cadenas (+) (RNA mensajero) a partir de ese molde.

12-10
Fotografía al microscopio electrónico del viroide del tubérculo alargado de la patata (flechas) mezclado con DNA procedente de una molécula de DNA de doble cadena de un bacteriófago. Esta fotografía muestra la enorme diferencia de tamaño entre un viroide y un virus.



VIROIDES Y OTRAS PARTÍCULAS INFECCIOSAS

viroides que son también activos en los sistemas vivos. Se ha sospechado de la existencia en células animales de partículas parecidas a los viroides pero formadas por DNA. A estas partículas se las ha llamado "partículas

Los virus son esencialmente similares a cromosomas bacterianos o a plásmidos (virus con doble cadena de DNA), o a moléculas de RNA mensajero (virus con RNA sencillo o de doble cadena) empaquetados dentro

de los retrovirus provocan cáncer; los estudios sobre retrovirus han aportado valiosas informaciones acerca del modo de acción de los oncógenes, o genes causantes del cáncer.

Los virus parecen haberse originado como porciones del aparato genético tanto de bacterias como de eucariotas. Estas

Existen algunos patógenos moleculares distintos de los virus que, al igual que éstos, parece que se originaron a partir de genomas de bacterias y eucariotas. De entre estos organismos, por su importancia, merecen especial atención los viroides, los cuales, a pesar de su nombre, son bastante diferentes de los virus.

Los viroides son los agentes causantes de enfermedades más pequeños que se conocen. Son mucho más pequeños que el más pequeño de los genomas víricos y carecen de cubiertas proteicas. Solamente se conoce la existencia de viroides en plantas. Están formados por pequeñas moléculas de RNA de una sola cadena que se replica de forma autónoma en células susceptibles. Han sido identificados como los agentes responsables de algunas enfermedades muy importantes de los vegetales. En el último medio siglo, un viroide ha causado la muerte de millones de cocoteros en Filipinas y otro viroide destruyó casi por completo la industria del crisantemo de los Estados Unidos a comienzos de la década de los cincuenta.

El primer viroide que se caracterizó, el viroide del tubérculo alargado de la patata, o PSTV, fue identificado por Theodor O. Diener del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos en 1971 (Figura 12-10). Las patatas que tienen PSTV se alargan y se retuercen; a veces presentan grietas profundas en su superficie. El PSTV es uno de los mayores viroides de los aproximadamente doce que se conocen. Su RNA, que puede existir como una cadena cerrada o con forma de horquilla, abierta por un extremo, está formado por 359 bases. Cada una de ellas está unida a su base complementaria mediante puentes de hidrógeno, dando lugar a una doble cadena de RNA, con una estructura similar a la del DNA. Al microscopio electrónico, las dos formas del PSTV se ven como bastones de unos 50 nanómetros de longitud. A pesar de ser un viroide muy grande, el genoma de PSTV representa tan sólo una décima parte del tamaño del más sencillo de los virus. Los viroides se encuentran casi exclusivamente en los núcleos de las células infectadas. Se autorreplican formando una cadena complementaria que actúa como molde, de forma muy parecida a lo que ocurre en la replicación de virus. Probablemente los enzimas del huésped catalizan este proceso.

Debido a su localización en el núcleo y a su aparente incapacidad para actuar como RNA mensajero, se ha sugerido que los viroides pueden provocar los síntomas que los caracterizan al interferir en la regulación de los genes de la célula infectada. Algunas proteínas vegetales, encontradas en células sanas, se hallan presentes en cantidades significativamente mayores en el interior de las células infectadas. A pesar de que no se han encontrado las secuencias de nucleótidos complementarias del PSTV en plantas no infectadas de la especie huésped, se ha afirmado que el PSTV puede haberse originado a partir de alteraciones de genes presentes normalmente en algunas especies de la familia de la patata, las cuales habrían sido sus primeros huéspedes.

Existen otros patógenos moleculares diferentes a los subvirales". Todavía es más sorprendente la posibilidad de que determinados fragmentos de proteína puedan ser capaces de dirigir su propia replicación en células animales, sin la presencia de ácidos nucleicos. A estas partículas se las ha llamado "priones".

VIRUS Y CÁNCER

Los virus producen cáncer en muchos tipos de animales. En la actualidad, los retrovirus, un grupo de virus RNA(+) con cubierta, son objeto de activas investigaciones debido a su papel como causantes de cáncer en el hombre. Estos virus poseen el enzima transcriptasa inversa, que cataliza la síntesis de una doble cadena de DNA, una de cuyas cadenas es complementaria de la cadena de RNA del virus. Este fragmento de DNA de cadena doble se incorpora al cromosoma de la célula huésped, donde con frecuencia se activa produciendo tumores malignos o leucemia en mamíferos, aves y reptiles.

Mediante cuidadosos estudios con retrovirus como el virus del sarcoma de Rous (un retrovirus que causa tumores en las gallinas) los científicos identificaron los *oncogenes*, o genes causantes de cáncer, los cuales interfieren las señales normales que regulan el crecimiento celular, provocando el cáncer. Los oncogenes, o genes *onc*, parecen ser normales en los seres humanos y en otros animales y provocan el cáncer cuando cambian a su forma nueva por efecto de sustancias cancerígenas o mutagénicas como las que son abundantes en el humo de los cigarillos. Cada día parece más seguro que para que se produzca el cáncer se necesita más de un gen *onc* mutante.

Además de los retrovirus, hay un grupo de virus herpes –los virus Epstein-Barr– que también están relacionados con dos tipos de cáncer humano; estos mismos virus también causan la infección denominada mononucleosis infecciosa. Los virus Epstein-Barr pueden permanecer en las células sin inducir la producción de nuevos virus ni los síntomas de la enfermedad con la que están asociados.

ORIGEN DE LOS VIRUS

Debido a la simplicidad de la estructura vírica, algunos de los primeros estudiosos de los virus creyeron erróneamente que podrían ser los descendientes directos de las primeras unidades autorreplicativas, a partir de las cuales evolucionaron las primeras células. Claramente esto no es así, ya que los virus existen sólo en virtud de su capacidad para utilizar la maquinaria de sus células huésped. Los virus compiten con los ácidos nucleicos de las células huésped y dirigen las actividades genéticas y metabólicas de las células para formar nuevas partículas víricas. Por lo tanto, tienen que haberse originado después de la evolución de células en las cuales ya se había establecido el código genético.

de una cubierta proteica. El fenómeno de la transformación, tratado en la página 174, sugiere el modo probable en que se originaron los virus. Por uno u otro mecanismo, algunos fragmentos de DNA o RNA encuentran ocasionalmente la manera de independizarse en el interior de las células. Cuando lo hacen, es posible que ejerzan un efecto en los procesos genéticos de la célula huésped. Si son capaces de autoreplicarse y de pasar de una a otra célula, entonces están en condiciones de persistir. Si pueden producir una cubierta proteica protectora, entonces se han convertido en virus. Es posible imaginar que los virus mayores y más complejos, los poxvirus, o virus del tipo de la viruela, evolucionaron a partir de bacterias degeneradas.

Probablemente, los virus se han originado de forma independiente en muchas ocasiones en los últimos 3000 millones de años. Además, las evidencias que tenemos nos indican claramente que los virus existentes pueden evolucionar con una rapidez sorprendente en respuesta a fuertes presiones selectivas. También parece cierto que, en la actualidad, otros tipos de virus están todavía evolucionando a partir de bacterias y de eucariotas.

RESUMEN

Los virus tienen genomas constituidos por DNA o RNA, rodeados por una cubierta proteica externa, o cápside, y a veces también por una envoltura rica en lípidos, a través de la cual pueden sobresalir protuberancias o espinas compuestas por moléculas de glucoproteínas y de lípidos. Los virus no pueden reproducirse por sí mismos fuera de las células víricas y por tanto no son organismos celulares independientes.

Los virus son responsables de muchas enfermedades de los seres humanos y de otros animales, como son el sarampión, las paperas, la gripe y los herpes; también causan muchas enfermedades en plantas. Entre éstas cabe destacar las necrosis, enfermedades caracterizadas por la existencia de tejido muerto, y los mosaicos, en los cuales las plantas presentan manchas o líneas de tejido decolorado. Los bacteriófagos, o simplemente fagos, son virus que infectan a las bacterias. Los fagos, junto con otros virus, son una de las herramientas más importantes de la biología molecular.

Los virus tienen un tamaño que va desde 17 a más de 300 nanómetros de diámetro y por lo tanto son comparables en tamaño a las macromoléculas. Muchos son esféricos con simetría icosaédrica, mientras que otros tienen forma de bastón con simetría helicoidal. Cuando los virus se replican aprovechan la maquinaria genética de la célula y finalmente la lisan (destruyen). También pueden incorporarse a los cromosomas de la célula huésped y permanecer allí.

A veces los virus con RNA actúan como RNA mensajero en la célula huésped. Otras provocan la síntesis de una cadena complementaria que actúa como molde en la producción del RNA mensajero vírico. Los virus con DNA simplemente compiten con el DNA de la célula huésped. Un grupo de virus RNA, los retrovirus, catalizan enzimáticamente la síntesis de una doble cadena de DNA, una de cuyas cadenas es complementaria de ellos. Esta cadena se incorpora al cromosoma de la célula huésped. Cuando esto ocurre, algunos porciones se independizaron, adquirieron la capacidad de sintetizar una cubierta rica en proteínas y comenzaron a funcionar en el interior de las células de los organismos. Se ha originado muchas veces en el pasado; en la actualidad es evidente que todavía se están originando nuevos tipos de virus a partir de bacterias y de eucariotas.

Los viroides, que causan ciertas enfermedades en los vegetales, están formados por pequeñas moléculas de RNA. A diferencia de los virus, carecen de cubiertas proteicas. Se cree que interfieren en la regulación de los genes de las células huésped infectadas.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

BROCK, THOMAS D., DAVIS W. SMITH, and MICHAEL T. MADIGAN: *Biology of Microorganisms*, 4 ed., Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 1984.

Un excelente libro de texto que trata de la morfología, bioquímica y ecología de bacterias, virus y determinados eucariotas.

(Nota del traductor: Existe una versión traducida al castellano por la ed. Omega)

DIENER T.O.: "The Viroid: A subviral Pathogen" *American Scientist 71* (1983):481-489.

Una excelente revisión de las características de estas fascinantes partículas de RNA.

DICKINSON, C.H. and J.A. LUCAS: *Plant Pathology and Plant Pathogens*, Halsted Press, John Wiley & Sons, Inc. New York, 1977.

Una buena introducción a las enfermedades de los vegetales, un tema de considerable importancia económica.

FRAENKEL CONRAT, H. and P.C. KIMBALL: Virology, Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J., 1982.

Una referencia básica para todos los aspectos de la virología.

GIBBS, A.J. and B.D. HARRISON: *Plant Virology: The Principles*. Halsted Press, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1979.

Una revisión general de gran utilidad acerca de la naturaleza básica de las interacciones planta-virus, con muy buenas ilustraciones.

MATTHEWS, R.E.F.: *Plant Virology*, 2ed., Academic Press, New York, 1981.

El texto general más comprensible de los que disponemos en la actualidad.

MAYO M.A. and R.A. HOUGRAP: *Vectors in Virus Biology*, Academic Press, London, 1984.

Resumen de un simposium que explora parte de la diversidad de las relaciones virus-vector a partir de ejemplos de virus de animales y vegetales.

TORTORA, G.J., B.R. FUNKE and CHRISTINE L. CASE: *Microbiology: An Introduction*, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1982.

Un texto bien estructurado y de fácil lectura que trata de todos los aspectos de la biología básica de bacterias, virus y eucariotas microscópicos.

CAPÍTULO 13

Hongos

13-1
Micelio de un basidiomicete sobre el tronco de un árbol caído. La actividad de los hongos y de las bacterias hace posible que la materia incorporada a los cuerpos de los organismos sea reciclada en el ecosistema.

Los hongos son tan distintos de las algas, de los briófitos y de las plantas vasculares como lo son de los animales. Pero en este texto los tratamos porque tradicionalmente se han agrupado junto a los vegetales. Sin embargo, la única característica que los hongos comparten con los vegetales, además de las comunes a todos los eucariotas, es su forma de crecimiento pluricelular un tanto filamentoso o alargado. Unos pocos hongos –las levaduras– son unicelulares. Los hongos no tienen células móviles en ningún estadio de su ciclo vital, y no tienen ninguna conexión evolutiva directa con los vegetales. Está claro que los dos grupos derivaron independientemente de grupos diferentes de eucariotas unicelulares. Así pues, trataremos a los hongos en un Reino distinto, el Reino Fungi.

Los hongos, junto a las bacterias heterótrofas y otros pocos grupos de organismos heterótrofos, son los descomponedores de la biosfera (Figura 13-1). Tal como los conocemos ahora, sus actividades son tan necesarias para que continúe existiendo vida en la Tierra como lo son las actividades de los productores de alimento. La descomposición libera dióxido de carbono a la atmósfera y devuelve los compuestos nitrogenados y otros materiales al suelo, donde de nuevo pueden ser utilizados –reciclados– por los vegetales y finalmente por los animales. Se ha estimado que, por término medio, los 20 primeros centímetros de la capa superficial de suelo fértil pueden contener alrededor de 5 toneladas de hongos y bacterias por hectárea (2.47 acres).

Como descomponedores, los hongos a menudo entran en conflicto con los intereses humanos. Un hongo no hace distinción alguna entre un árbol endeble que haya caído en el bosque y un poste de una valla; el hongo es tan capaz de atacar a uno como a otro. Equipados con un potente arsenal de enzimas, que deshacen compuestos orgánicos, los hongos a menudo son perjudiciales y muchas veces son altamente destructivos (Figura 13-2). Esto es especialmente cierto en el trópico, ya que el calor y la humedad promueven el crecimiento fúngico; se estima que durante la II Guerra Mundial menos del 50 % de las provisiones militares llegaron en buenas condiciones a las zonas tropicales. Los hongos atacan ropas, pinturas, cartones, cueros, ceras, combustible de avión, aislantes de cables y alambres, películas fotográficas, y también los revestimientos de las lentes de instrumentos ópticos; de hecho, casi cualquier sustancia concebible. Aun en las regiones templadas son la desgracia de los productores y vendedores de alimentos, ya que crecen sobre pan, fruta fresca, hortalizas, carne y otros productos. Los hongos reducen el valor nutritivo y la apetitosidad de muchos alimentos primarios. También producen toxinas, unas de las cuales –las aflatoxinas– son altamente cancinógenas, de manera que sus efectos son visibles a concentraciones bajísimas, del orden de unas pocas partes por cada mil millones.

(a)

(b)

13-2
(a) El moho común Aspergillus *creciendo sobre fresas. (b)* Aspergillus, *junto con otros hongos y bacterias, finalmente acabará reduciendo este tocón a suelo.*

La capacidad que tienen los hongos para crecer en una amplia gama de condiciones realza su importancia como plagas comerciales. En estos términos, alguna cepas de *Cladosporium herbarum*, que atacan la carne almacenada en frío, puede crecer a −6 °C. Como contraste, una especie de *Chaetomium* tiene su óptimo crecimiento a 50 °C e incluso puede crecer a 60 °C.

Las mismas cualidades que convierten a los hongos en plagas tan importantes son las que los hacen apreciables en términos comerciales. Algunos hongos especialmente las levaduras, son útiles por su capacidad de producir sustancias como el etanol y el dióxido de carbono, que juega un papel importantísimo en la cocción del pan. El uso comercial de ciertos hongos a escala industrial es un proceso en auge (Figura 13-3). Otros hongos son importantes fuentes de antibióticos, incluida la penicilina, el primer antibiótico utilizado a gran escala.

Un ejemplo sorprendente del potencial de compuestos desconocidos derivados de los hongos es la ciclosporina, una nueva "droga prodigiosa", que se aisló de un hongo habitante del suelo. Desarrollada por la Sandoz Corporation en Suiza, la ciclosporina estuvo disponible en 1979. Es una molécula cíclica compuesta por 13 aminoácidos diferentes, uno de los cuales es único, no se ha encontrado en ningún otro sitio en la naturaleza. La ciclosporina suprime las reacciones de inmunidad (reacciones que se presentan en los trasplantes de órganos). Sin embargo, la ciclosporina no tiene los

13-3
Las Industrias Imperial Chemical de Inglaterra utilizan este inmenso fermentador, de unos 30 metros de altura, para producir levadura, que será vendida como alimento animal rico en proteínas con el nombre comercial de Pruteen; este alimento reemplaza el extracto de soja.

efectos secundarios que tienen otras drogas utilizadas con este propósito, que matan las células de la médula ósea (fuente de células sanguíneas) y que por lo tanto tienden a causar leucemia. Gracias al descubrimiento

Por su rápido crecimiento y su forma filamentosa, los hongos tienen una relación con el ambiente muy diferente de la de cualquier otro grupo de organismos. La relación superficie-volumen de los hongos es muy alta,

de esta droga, a comienzos de la década de 1980 ya fue posible iniciar trasplantes de corazón y otras operaciones similares.

Los tipos de relaciones que los hongos establecen con otros organismos son extremadamente diversas. Por ejemplo, aproximadamente las cuatro quintas partes de las plantas vasculares forman asociaciones entre sus raíces y hongos (llamadas micorrizas); estas asociaciones juegan un papel fundamental en la nutrición y en la distribución de los vegetales (ver página 221). Otro ejemplo: los líquenes (ver página 211) son asociaciones simbióticas entre hongos y algas o células de cianobacterias; los líquenes ocupan algunos de los hábitats más inhóspitos. Algunos hongos atacan organismos vivos, en lugar de vivir de los que ya están muertos, algunas veces de forma realmente inusual (ver "Hongos Depredadores", página 210). Son los causantes más importantes de enfermedades en vegetales: más de 5000 especies de hongos atacan a plantas cultivadas y ornamentales, así como a muchas plantas silvestres. Algunos hongos atacan a árboles vivos, causando enormes daños en la producción mundial de madera. Otros hongos provocan importantes enfermedades al hombre y a los animales domésticos.

Se han descrito unas 100 000 especies de hongos y se estima que quedan unas 200 000 más por descubrir. Puede haber tantas especies de hongos como de vegetales, aunque algunos hongos no hayan recibido nombre hasta ahora.

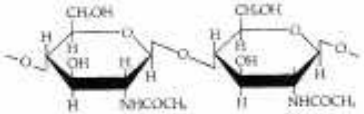
Tradicionalmente se han considerado hongos no sólo las divisiones incluidas en este Capítulo, sino también los protistas heterótrofos que se tratan en el Capítulo 14. Como las evidencias de relación directa entre hongos y algunos protistas que tradicionalmente se han incluido en ellos son ínfimas, en este libro se han separado para poder tratarlos claramente. Ningún grupo de protistas parece ser un hongo ancestral, aunque si se hallara este antepasado seguramente pertenecería al Reino Protista.

BIOLOGÍA DE LOS HONGOS

Los hongos son primordialmente terrestres. Aunque algunas formas fúngicas son unicelulares, la mayoría son filamentosas, y las estructuras como las setas están formadas por muchos de estos filamentos estrechamente unidos (Figura 13-4). Los filamentos fúngicos se conocen con el nombre de *hifas*, y la masa de hifas recibe el nombre de *micelio* (ver Figura 13-1). Las hifas crecen por sus extremos, pero las proteínas se sintetizan en todo el micelio y se transportan a los extremos de las hifas por corrientes citoplasmáticas, un fenómeno particularmente desarrollado entre los hongos (Figura 13-4). En 24 horas un solo hongo puede producir más de un kilómetro de micelio nuevo. (Las palabras "micelio" y *micólogo* –científico que estudia los hongos– derivan de la palabra griega *mykeios*, que significa "hongo".)

13-4
Una seta, como ésta que está creciendo en un bosque de secuoyas del centro de California, está formada por conjuntos densos de hifas, conocidas colectivamente con el nombre de micelio. Las setas se reproducen mediante esporas que se forman en unas estructuras que recubren las laminillas que hay debajo del sombrero.

Las paredes celulares de las plantas y de muchos protistas están construidas a base de un entramado de microfibrillas de celulosa atravesado por una matriz de otras moléculas no celulósicas, como hemicelulosas y sustancias pépticas. En los hongos la pared celular está compuesta primordialmente por otro polisacárido –la *quitina*– el mismo compuesto que se encuentra en los exoesqueletos de los artrópodos, como insectos, arácnidos y crustáceos (Figura 13-5). La quitina es mucho más resistente a la degradación bacteriana que la celulosa de las paredes celulares de los vegetales.



13-5
La estructura de la quitina consta de unidades de N-acetilglucosaminas unidas mediante enlace β-1,4. En la celulosa y en las paredes celulares bacterianas se encuentra un enlace similar, lo que sugiere que este enlace determina la dureza tan particular de estos polisacáridos. La quitina es característica de las paredes celulares de la mayoría de los hongos, así como de los exoesqueletos de los artrópodos.

lo que implica que están en íntimo contacto con su entorno, tanto como las bacterias. Con muy pocas excepciones, ninguna parte del hongo está a más de pocos micrómetros de su ambiente externo, y sólo los separa la fina pared celular y la membrana citoplasmática. Con su extenso micelio, el hongo puede ejercer un gran efecto sobre ciertos aspectos de su entorno, por ejemplo, uniendo partículas de suelo. A menudo las hifas se fusionan, incluso aunque provengan de esporas diferentes, aumentando así la intricación de la red.

El mantenimiento de esta íntima relación entre el hongo y su entorno requiere la actividad metabólica de todas las partes del hongo; los hongos carecen de capas de los tejidos inactivos, como la madera, que tienen los vegetales. Los enzimas y otras sustancias que secretan los hongos tienen efectos inmediatos en los alrededores, y son de gran importancia para la propia supervivencia del propio hongo.

Todos los hongos son heterótrofos. Obtienen su alimento como *saprófitos* (organismos que viven sobre materia orgánica muerta) o como *parásitos* (organismos que se alimentan de organismos vivos.) En ambos casos, el alimento se ingiere por absorción después de que ha sido digerido parcialmente por enzimas secretados fuera de la célula fúngica. Algunos hongos, sobre todo las levaduras, pueden obtener energía por fermentación, como es el caso de la producción de alcohol etílico a partir de glucosa. En algunos hongos el principal producto de almacenamiento es el glucógeno, al igual que en animales y bacterias; en otros, los lípidos juegan una función de reserva importante.

Algunas veces los hongos saprófitos tienen unas hifas especializadas, llamadas *rizoides*, que anclan el hongo al sustrato. A menudo los hongos parásitos tienen otro tipo de hifas especializadas, llamadas *haustorios*, que absorben los nutrientes directamente de las células de otros organismos (Figura 13-6).

Todos los hongos tienen pared celular y muchos producen algún tipo de esporas. Los hongos no son móviles en ningún estadio de su ciclo vital, carecen de células con cilios o flagelos. La mayoría de esporas fúngicas se dispersan con el viento.

EVOLUCIÓN DE LOS HONGOS

Probablemente el primer hongo fue un organismo eucariótico unicelular, del que aparentemente no queda ninguna forma viviente. De este organismo derivaron los hongos *cenocíticos*, en los cuales se encuentran varios núcleos inmersos en un citoplasma común (*cenocito* significa "recipiente común", o plurinucleado, sin paredes que separen los núcleos). Los hongos cenocíticos actuales se clasifican como miembros de la división Zygomycota, comúnmente conocida como zigomicetes.

Los miembros de la división Ascomycota, llamados ascomicetes, y en los de la división Basidiomycota, o

13-6
Un haustorio del hongo Melampsora lini, *una roya, creciendo sobre una célula foliar de lino (*Linum usitatissimum*).*

basidiomicetes, tienen el micelio septado (dividido mediante paredes celulares) pero los septos, o paredes transversales, están perforados (Figura 13-7). En algunos hongos el citoplasma y su contenido fluyen con bastante libertad a lo largo de la hifa. Las relaciones exactas entre las tres clases de hongos son difíciles de establecer; no hay evidencias de relaciones estrechas entre los zigomicetes y los dos grupos restantes. Está más ampliamente aceptado que los basidiomicetes derivaron de los ascomicetes, pero la relación inversa es igualmente posible: ciertamente estos dos grupos están íntimamente relacionados.

En estratos datados en 900 millones de años se han encontrado los fósiles más antiguos que se asemejan a hongos, pero el más antiguo que ha sido identificado sin duda como un hongo data del periodo Ordovicíense, de entre 450 y 500 millones de años (ver Apéndice D). En el periodo Silúrico, hace 400 millones de años, los hongos cenocíticos que presumiblemente eran zigomicetes estaban asociados a las porciones subterráneas de las primeras plantas vasculares. Los hongos pueden

estar entre los eucariotas más antiguos, pero su historia pasada es poco conocida. Las tres divisiones de hongos ya existían hacia el final del periodo Carbonífero, aproximadamente hace 200 millones de años. Parece que

pequeñas, pueden quedar suspendidas en el aire durante largos periodos de tiempo y así son transportadas hasta grandes alturas y a grandes distancias. Presumiblemente éste es un factor importante en la distribución

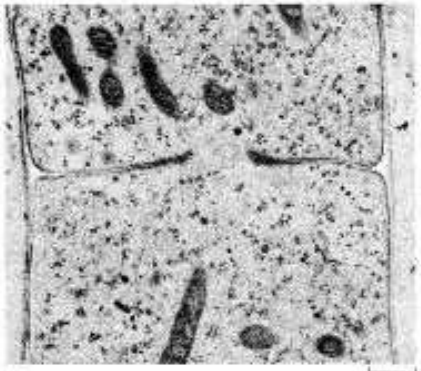
completamente. El ciclo parasexual parece ser un sistema flexible y que ocurre a menudo, especialmente entre aquellos hongos que no se reproducen sexualmente o entre aquellos con reproducción sexual infre-

los basidiomicetes preceden a los ascomicetes en el registro fósil por un amplio margen, una relación que añade credibilidad a la hipótesis de que fueron antepasados de los ascomicetes. Como ya se ha mencionado, la gran mayoría de los hongos son terrestres. La invasión de la tierra firme por plantas y animales, que empezó hace 410 millones de años, fue el hecho que llevó a su gran diversificación evolutiva. Los primeros hongos debían ser acuáticos, marinos o de agua dulce, por lo que sus fósiles pueden ser muy difíciles de interpretar en relación a las formas actuales.

REPRODUCCIÓN FÚNGICA

Las estructuras reproductivas de los hongos están separadas de las hifas por septos completos. Estas estructuras reproductivas se denominan *gametangios* si están directamente implicadas en la producción de gametos, y *esporangios* (zigomicetes) o *células conidiógenas* (ascomicetes y basidiomicetes) si están implicadas en la producción de esporas asexuales. Los gametos son de idéntico tamaño; por lo tanto, los hongos son *isógamos*. La meiosis sigue inmediatamente a la formación del zigoto en todos los hongos; en otras palabras, en los hongos la meiosis es *zigótica* (ver Figura 10-11).

Los hongos se reproducen típicamente mediante esporas no móviles. Algunas de las esporas son muy



13-7
Microfotografía electrónica de un septo de Fusarium acuminatum, un ascomicete. Los cuerpos grandes son mitocondrias y los negros y pequeños, son ribosomas. Este espécimen fue seccionado finamente por la región central del poro septal en el momento final de su formación.

tan amplia de algunos hongos. Las esporas de algunos hongos se dispersan por adherencia a los cuerpos de insectos y de otros animales. Las esporas producen los colores claros y las texturas pulverulentas que observamos en la mayoría de mohos (ver Figura 13-17). Las esporas de algunos hongos se expulsan al aire balísticamente (ver "Fototaxis en un Hongo", página 203).

Mitosis y meiosis

Los hongos tienen muchas particulas biológicas que apenas empezamos a comprender. Una de las características más intrigantes es el proceso de la división nuclear. En los hongos, los procesos de mitosis y meiosis son diferentes de los que ocurren en vegetales, en animales y en la mayoría de los protistas. La envoltura nuclear no se disocia ni se vuelve a formar, sino que se constriñe cerca del punto medio entre los dos núcleos hijos, y el aparato del husO se forma dentro de la envoltura nuclear. Todos los hongos carecen de centriolos. Esta combinación única de características indican que los hongos no están directamente relacionados con los demás eucariotas actuales y refuerza su presente estatus de Reino separado.

Heterocariosis y parasexualidad

Heterocariosis

Entre las características genéticas que distinguen a los hongos de otros grupos de organismos, ninguna es más significativa que el fenómeno de la *heterocariosis*, que fue descubierto por el micólogo H. Burgeff en 1912. Una cepa fúngica es heterocariótica si los núcleos hallados en un citoplasma común son genéticamente distintos, ya sea a causa de una mutación o a causa de la fusión de hifas genéticamente distintas; esto último parece ser común en la naturaleza. Si los núcleos son similares genéticamente, la cepa fúngica es *homocariótica*.

La heterocariosis es importante en la genética y evolución de los hongos. Si al citoplasma de las hifas derivadas de un hongo heterocariótico se incorporan núcleos genéticamente diferentes, estas hifas pueden ser fenotípicamente distintas. De este modo, con sólo dos tipos de núcleos diferentes se pueden obtener tres fenotipos distintos en un mismo micelio (uno igual al fenotipo original, que contenga los dos tipos de núcleos), dependiendo del tipo o tipos de núcleos que reciba la hifa derivada.

Los efectos de la heterocariosis son similares a los de la condición de diploidía que caracteriza a otros organismos; esto es, la apariencia y las características fisiológicas de un organismo heterocariótico están determinadas por la interacción de núcleos genéticamente diferentes. Las mutaciones recesivas pueden acumularse en algunas de las líneas nucleares, pero sus efectos pueden quedar ocultos por los efectos de los alelos o

13-8
Arg-1 y Arg-10 son cepas mutantes de Neurospora, cada una de las cuales carece de diferentes enzimas responsables de la producción de arginina. Ninguna de las dos puede crecer en un medio nutritivo mínimo. Sin embargo, el heterocarión formado entre las dos cepas crece rápidamente en medio mínimo. Combinando la información genética contenida en los núcleos mutantes originales, el heterocarión puede sintetizar el aminoácido que falta.

genes diferentes que estén presentes en otros núcleos. Finalmente, como muchas líneas nucleares son incapaces de existir o, al menos, de competir con éxito en estado homocariótico, las cepas heterocarióticas se ven favorecidas por la selección (Figura 13-8).

Parasexualidad

El ciclo parasexual en hongos fue descubierto en 1952 por dos investigadores de la Universidad de Glasgow. Trabajando con *Aspergillus nidulans*, G. Pontecorvo y J. A. Roper encontraron que los núcleos haploides de un micelio heterocariótico pueden fusionarse y producir núcleos diploides, algunos de los cuales son heterozigóticos (producidos por la fusión de núcleos genéticamente diferentes). Se estima que *A. nidulans* contiene 1 núcleo heterozigótico diploide por cada 1000 núcleos haploides.

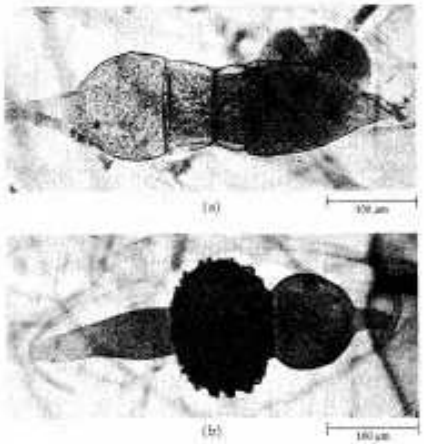
Dentro de los núcleos diploides los cromosomas pueden estar asociados. Si esto ocurre, pueden darse algunos entrecruzamientos. Los núcleos haploides pueden volverse a formar o no. Si se vuelven a formar, pueden ser genéticamente distintos de los núcleos haploides originales que se habían fusionado inicialmente. Estos nuevos núcleos haploides pueden formar parte de otras combinaciones heterocarióticas nuevas.

Recientemente se ha demostrado que los ciclos parasexuales –ciclos que originan algunos de los efectos genéticos que se dan en los ciclos sexuales verdaderos, pero que no operan de la misma manera– se dan en muchos otros grupos de hongos. El significado de estos ciclos en la naturaleza aún tiene que ser evaluado cuidadosamente.

LOS GRANDES GRUPOS DE HONGOS

División Zygomycota

La mayoría de zigomicetes viven en el suelo sobre materia animal o vegetal en descomposición; algunos son parásitos de vegetales, de insectos, o de otros pequeños animales del suelo; unos pocos causan ocasionalmente graves enfermedades a los seres humanos y a los animales domésticos. Aproximadamente se han descrito 600 especies de zigomicetes. Los términos "Zygomycota" y "zigomicetes" se refieren a la característica principal de la división: la producción de estructuras sexuales de reposo llamadas *zigosporangios* (Figura 13-9). El zigosporangio se produce después de la fusión de dos gametangios multinucleados. Dentro del zigosporangio, los gametos, que son simplemente núcleos, se fusionan y forman uno o más núcleos diploides, o zigotos. En los zigomicetes, el zigosporangio a menudo recibe el nombre de zigóspora, pero como



13-9
Rhizopus stolonifer, el moho negro del pan, colonizó la superficie de muchos sustratos expuestos al aire.
(a) Gametangios, las estructuras productoras de gametos. (b) Un zigosporangio, o estructura sexual de resistencia (la masa negra del centro). Cada zigosporangio contiene uno o varios zigotos diploides.

contiene uno o más núcleos diploides, que son zigotos, nosotros preferimos la terminología presentada aquí. En los zigomicetes también es casi general la reproducción asexual mediante esporas producidas en esporan-

consta de hifas cenocíticas de crecimiento rápido. Estas hifas crecen mayoritariamente dentro del sustrato y tiene como misión la absorción de nutrientes. De éstas se forman hifas arqueadas llamadas *estolones*. Los esto-

FOTÓTAXIS EN HONGOS

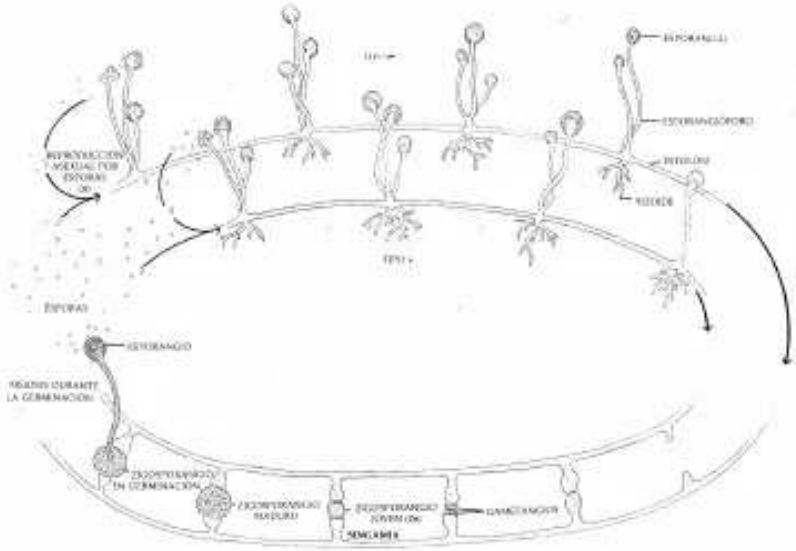
En *Pilobolus*, un zigomicete que mide de 5 a 10 milímetros

volar el esporangio a 2 metros de distancia o más, a una

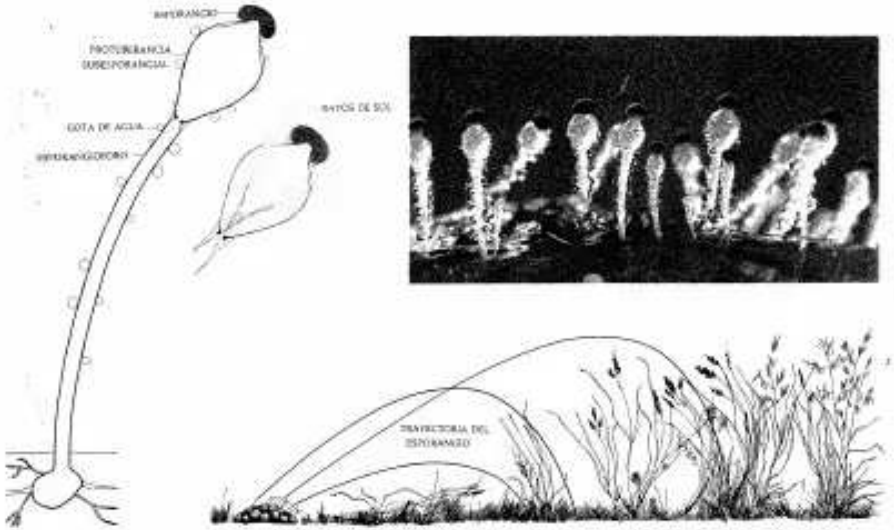
gios más o menos especializados situados en las hifas. La mayoría de los miembros de la división tienen hifas cenocíticas (plurinucleadas y no divididas por paredes transversales), en cuyo interior el citoplasma a menudo puede fluir rápidamente.

Uno de los miembros más comunes de la división es *Rhizopus stolonifer*, el moho negro del pan que forma masas algodonosas en la superficie de alimentos húmedos, ricos en hidratos de carbono y en otras sustancias similares que están expuestas al aire. Este organismo también es una grave plaga en los almacenes de fruta y hortalizas, ya que es capaz de destruirlas rápidamente. La Figura 13-10 ilustra el ciclo vital de *R. stolonifer*. El micelio de *Rhizopus* está compuesto de tres tipos diferentes de hifas haploides. La mayor parte del micelio forman rizoides por dondequiera que sus extremos contacten con el sustrato. Directamente por encima de los rizoides se forman rámas erectas, llamadas esporangióforos (portadores de esporangios), en cuyos extremos se sitúan los esporangios. Cada esporangio empieza como un hinchamiento, dentro del cual fluyen ciertos núcleos; finalmente el esporangio queda separado de los esporangióforos por la formación de un septo. El protoplasma interior se divide y se forma una pared celular alrededor de cada espora. El esporangio se vuelve negro en su madurez, dando al moho su color característico. Cada espora, cuando se libera, puede germinar para producir un nuevo micelio.

Uno de los grupos más importantes de zigomicetes incluye al género *Glomus* y otros géneros próximos, que crecen asociados a las raíces de algunas plantas. Estos hongos se encuentran en las micorrizas, que serán discutidas en la página 224



13-10
En Rhizopus stolonifer, *la reproducción sexual se da entre diferentes cepas compatibles, que tradicionalmente se han designado como tipos + y −. (A pesar de que las cepas compatibles son indistinguibles morfológicamente, aquí se muestran en dos colores.) Cuando las dos cepas están próximas se liberan hormonas que causan un crecimiento lateral cerca de los extremos de las hifas para acabar en la formación de gametangios, que quedan separados del resto del cuerpo del hongo mediante la formación de un septo (ver Figura 13-3a). Las paredes existentes entre los dos gametangios adosados se disuelven, y los dos protoplasmas plurinucleados se unen. Los núcleos + y − se fusionan por parejas para formar un zigosporangio joven con muchos núcleos diploides. Luego el zigosporangio desarrolla una envoltura fina, rugosa y negra y entra en estado de reposo, que a menudo es de algunos meses. Meiosis y germinación son casi simultáneas. El zigosporangio se rompe y produce un esporangio similar a los esporangios producidos asexualmente y el ciclo comienza de nuevo.*



de altura y que crece sobre estiércol, los esporangios salen disparados hacia la luz. El pie que soporta el esporangio, o esporangióforo, crece hacia la luz de manera que los rayos de luz que entran en la protuberancia subesporangial convergen en un área basal fotorreceptiva. El foco de luz provoca un crecimiento máximo del esporangióforo por el lado más alejado de la luz. La elevada presión de turgencia del líquido que contiene la vacuola de la protuberancia subesporangial causa finalmente un estallido, que hace velocidad inicial que se aproxima a los 50 kilómetros por hora. Considerando que el esporangio sólo mide unos 80 micrómetros de diámetro, se trata de una distancia enorme. Después del disparo del esporangio, el esporangióforo se colapsa. Cuando el esporangio cae se adhiere a cualquier superficie, y si ésta es un tallo o una hoja, podrá ser ingerido por algún herbívoro. El esporangio sale ileso del tubo digestivo del herbívoro y queda depositado en el estiércol, donde empezará un nuevo ciclo.

División Ascomycota

Los ascomicetes comprenden unas 30 000 especies descritas, incluyendo un buen número de hongos familiares e importantes económicamente. La mayoría de los mohos verde azulados, rojos y marrones que causan pérdidas de alimentos son ascomicetes, incluyendo al moho asalmonado del pan, *Neurospora*, que ha jugado un papel muy importante en el desarrollo de la genética moderna. Los ascomicetes son la causa de muchas enfermedades vegetales graves, incluyendo a los mildiu pulverulentos, que atacan principalmente a las hojas; al cáncro del castaño (causado por el hongo *Endothia parasítica*, accidentalmente introducido en Estados Unidos desde el Norte de China); y a la enfermedad holandesa del olmo (causada por *Ceratocystis ulmi*, un hongo nativo de algunos países europeos). Muchas levaduras son también ascomicetes, así como las colmenillas comestibles y las trufas (ver Figura 13-11). En su conjunto este grupo de hongos es relativamente poco conocido, y centenares de especies adicionales, algunas de indudable importancia económica, esperan descripción científica.

Características de los Ascomicetes

Los ascomicetes, con la excepción de las levaduras unicelulares, son filamentosos cuando están en periodo

13-12
Las conidias son las esporas asexuales características de los ascomicetes; son plurinucleadas. En estas microfotografías se muestran diferentes

(a)

(b)

(c)

13-11
Ascomicetes. (a) *Colmenilla común,* Morchella esculenta. *Las verdaderas colmenillas son uno de los hongos comestibles más apreciados. Los buscadores de setas van por ella cuando las hojas de roble son "del tamaño de la oreja de un ratón". Las colmenillas fueron cultivadas con éxito por primera vez en 1983 pero no se han desarrollado como un cultivo comercial.* (b) *La tacita o jícara escarlata,* Sarcoscypha coccinea, *un bello hongo con ascocarpo abierto (apotecio).* (c) *El ascocarpo comestible de la trufa negra,* Tuber melanosporum, *muy apreciado. En las trufas, la estructura portadora de esporas es subterránea y permanece cerrada, liberando sus ascosporas sólo cuando el ascocarpo se descompone o se rompe por la acción de animales excavadores. Las trufas son micorrícicas, principalmente de robles y encinas. Son localizadas por perros y cerdos entrenados especialmente. Recientemente se han cultivado a pequeña escala mediante inoculación de las raíces de plántulas huésped con esporas.*

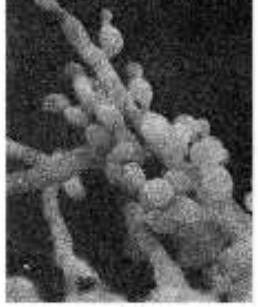
de crecimiento. En general, sus hifas son septadas, o divididas por paredes transversales. Sin embargo los septos están perforados (Figura 13-7) y el citoplasma y sus núcleos pueden pasar a través de los poros septales. Las células hifales del micelio vegetativo pueden ser uninucleadas o plurinucleadas. Algunas especies de ascomicetes son *homotálicas* (capaces de autofecundarse) y pueden producir estructuras sexuales a partir de una única cepa genética; otras son *heterotálicas* y requieren la combinación de cepas + y −.

En la mayoría de ascomicetes, la reproducción asexual se realiza mediante la formación de esporas especializadas, denominadas *conidios* (una palabra griega que significa "polvo fino"). Los conidios, que usualmente son plurinucleados, se forman a partir de células conidiógenas (Figura 13-12), como hemos mencionado antes; estas células se separan de los extremos de hifas modificadas llamadas *conidióforos* (portadores de conidios).

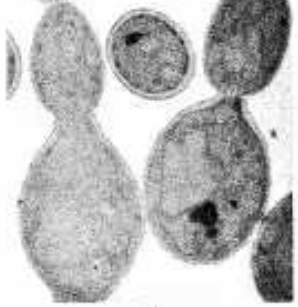
En los ascomicetes la reproducción sexual siempre implica la formación de *ascos*, una estructura semejante a un saco que contiene *ascósporas* haploides. Tanto los ascos como las ascósporas son estructuras únicas; distinguen a los ascomicetes de todos los demás hongos (Figura 13-3). Los ascos normalmente se forman dentro de una estructura compleja compuesta de hifas finas y entremezcladas: el *ascocarpo*. Muchos ascocarpos son macroscópicos. Un ascocarpo puede ser abierto más o menos en forma de taza (un apotecio; ver Figura 13-11b), cerrado y esférico (un cleistotecio; ver Figura 13-13b), o en forma de botella, con un poro pequeño a través del cual salen las ascósporas (un peritecio, ver Figura 13-13c). Normalmente los ascos están situados en la superficie interior del ascocarpo. La capa de ascos recibe en nombre de *himenio*, o de capa himenial (ver Figura 13-14).

La Figura 13-15 ilustra el ciclo vital característico de un ascomicete. (Las referencias frecuentes a esta ilustración pueden ayudar a comprender las siguientes explicaciones.) La formación del micelio se inicia con la germinación de una ascóspora, e inmediatamente después el micelio empieza a formar conidióforos. Durante la estación de crecimiento se producen muchas generaciones de conidios, que son los responsables primarios de la propagación del hongo.

La formación de ascos tiene lugar en el mismo micelio que produce conidios; está precedida por la formación de gametangios generalmente plurinucleados llamados anteridios y ascogonios. Los núcleos masculinos de un anteridio pasan al *ascogonio* vía el *tricógino*, que es una protuberancia exterior del ascogonio. En este momento tiene lugar la fusión de los dos protoplastos, esto es, la *plasmogamia*. Estos núcleos masculinos se aparean con los núcleos femeninos genéticamente distintos dentro de un citoplasma común, pero no se fusionan. En este momento los filamentos hifales empiezan a crecer por fuera del ascogonio y se alargan formando las *hifas ascógenas*. Cuando las hifas ascógenas se ramifican, se forman ascos en sus extremos. Los estadios de la formación de conidios en Nomuraea rileyi, *un hongo que infecta a ciertos tipos de orugas.* (a) *Fotografía al microscopio electrónico de barrido de conidios en diversos estadios de desarrollo.* (b) *Fotografía al microscopio electrónico de transmisión de conidios. En esta especie la formación de conidios comienza desde la base.*



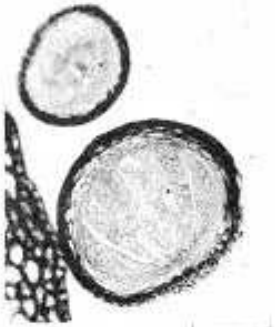
(a)



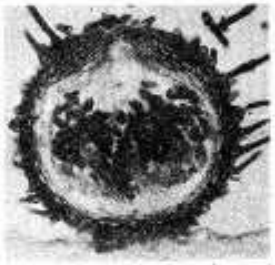
(b)

13-13
(a) *Fotografía al microscopio electrónico que muestra dos ascos de* Ascodesmis nigricans *con ascósporas madurando.* (b) *Ascocarpo de* Erysiphe aggregata *mostrando a los ascos y a las ascósporas encerrados. Este tipo de ascocarpo completamente cerrado recibe el nombre de cleistotecio.* (c) *Ascocarpo de* Chaetomium erraticum *mostrando a los ascos y a las ascósporas encerrados. Nótese el pequeño poro del extremo superior. Este tipo de ascocarpo, con una pequeña apertura, recibe el nombre de peritecio.*

(a)

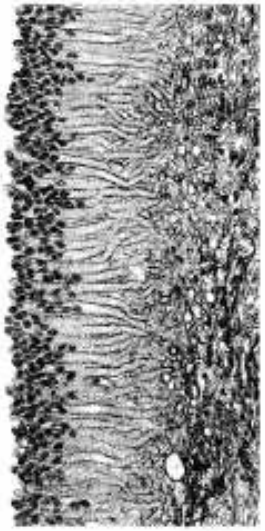


(b)



(c)

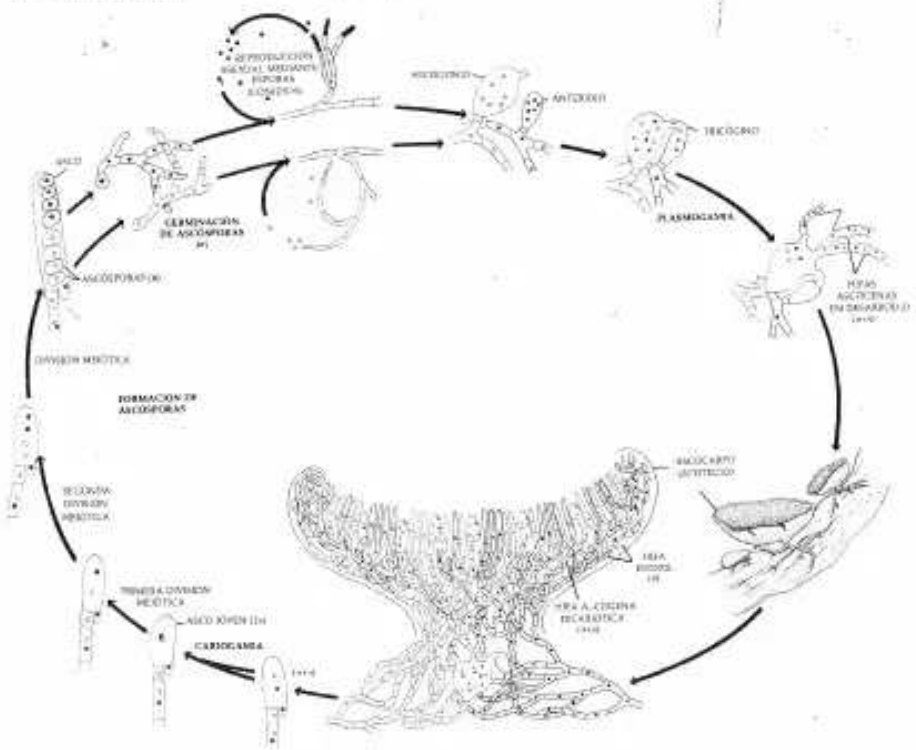
13-14
Sección de la capa himenial de una colmenilla (Morchella) *mostrando a los ascos con ascósporas.*



13-15
Ciclo vital típico de un ascomicete. La reproducción asexual se produce mediante esporas especializadas, normalmente son plurinucleadas. La reproducción sexual implica la formación de ascos y de ascósporas. De la meiosis, que se produce inmediatamente después de la cariogamia, se obtienen las ascósporas.

mente las ascósporas se propagan sólo hasta unos 2 centímetros del asco, pero en algunas especies pueden llegar hasta 30 centímetros o más.

cerevisiae– aunque también intervienen otras especies. Actualmente esta levadura es la única que se utiliza en la producción de pan (Figura 13-16a). Algunas especies de levaduras son importantes como patógenos humanos



nas se desarrollan los pares de núcleos migran hacia su interior y ocurren divisiones mitóticas simultáneas en las hifas y en el ascogonio. En las hifas ascógenas en desarrollo las divisiones celulares dan lugar a células *dicarióticas* (que contienen dos núcleos haploides).

El asco se forma en el extremo de una hifa dicariótica ascógena. En la formación de un asco, una de las células de la hifa dicariótica crece hasta formar un gancho, o *uncinulo*. En esta célula en forma de gancho, los dos núcleos se dividen de tal manera que sus husos mitóticos quedan paralelos y en orientación más o menos vertical. Dos de los núcleos hijos quedan en la zona superior del gancho; uno de los dos núcleos hijos restantes queda cerca del extremo, y el otro cerca del septo basal del gancho. Entonces se forman dos septos, que dividen el gancho en tres células; la del medio será la que formará el asco. En esta célula central se produce la cariogamia; los dos núcleos se fusionan para formar un núcleo diploide (zigoto), el único núcleo diploide en el ciclo vital de los ascomicetes (excepto en ciclos parasexuales ocasionales). Inmediatamente después de la cariogamia, el asco joven empieza a elongarse. Luego el núcleo diploide sufre meiosis, normalmente seguida de una división mitótica. Si esta división mitótica tiene lugar, el asco maduro tendrá ocho esporas; si no, tendrá cuatro esporas. Estos núcleos haploides se encierran dentro de segmentos de citoplasma para formar *ascósporas*. En la mayoría de ascomicetes, el asco es turgente en la madurez y finalmente revienta, enviando las ascósporas al aire de forma explosiva. General-

Ascomicetes unicelulares: las levaduras

Las levaduras son predominantemente unicelulares; se reproducen asexualmente por escisión o por gemación (Figura 13-16a) antes que por formación de esporas. La reproducción sexual en levaduras tiene lugar cuando dos células o dos ascósporas se unen y forman un zigoto. El zigoto puede producir gemas diploides o puede funcionar como un asco, es decir, sufrir meiosis y producir cuatro núcleos haploides. Estos pueden también sufrir la subsiguiente división mitótica. En el interior del zigoto rodeado por una pared, que ahora es un asco, se forman nuevas paredes alrededor de estos núcleos que dan lugar a ocho ascósporas; las ascósporas se liberan cuando el asco se rompe (Figura 13-16b). Las ascósporas también pueden gemar asexualmente o fusionarse con otra célula para repetir el proceso sexual.

Las levaduras son importantes para el hombre por su capacidad para fermentar hidratos de carbono, degradando glucosa hasta producir alcohol etílico y dióxido de carbono. Por esta causa los productores de vino utilizan las levaduras como fuente de etanol, los panaderos como fuente de dióxido de carbono, y los cerveceros como fuente de las dos sustancias. Por selección y crianza se han desarrollado algunas cepas de levaduras domésticas, y ahora se empiezan a utilizar las técnicas de la ingeniería genética (ver Capítulo 30) para mejorarlas añadiéndoles genes de otros organismos. En la producción moderna de vino se añaden levaduras al zumo de uva relativamente estéril; históricamente, las levaduras silvestres que se encuentran en la uva eran las que directamente producían el vino (ver Figura 6-17, página 94). Algunas de las fragancias características del vino provienen de la uva, pero la mayoría proceden de la acción directa de las levaduras. En la producción de cerveza, el medio se esteriliza mediante calor antes de la fermentación, y después se le añaden cultivos puros de levaduras. Muchas de las levaduras importantes en la producción de vino, sidra, sake y cerveza son cepas de una sola especie –*Saccharomyces*

13-16
Levaduras. (a) Células de la levadura del pan, Saccharomyces cerevisiae, *en gemación. (b) Asco de* Schizosaccharomyces octosporus *con ascósporas.*

cerevisiae, son importantes organismos de laboratorio en la investigación genética. Al igual que *Escherichia coli* entre las bacterias, esta levadura se está convirtiendo en el organismo elegido para los estudios del metabolismo, de genética y el desarrollo de las células eucarióticas. Recientemente, los científicos han logrado sintetizar un microcromosoma funcional de levadura que se transmite a través de ciclos mitóticos sucesivos; esto no se ha logrado en ningún otro eucariota. Este conocimiento tan detallado, junto a la fácil manipulación genética de las levaduras, incrementará sin duda su importancia industrial en el futuro (Figura 13-3).

La mayoría de las levaduras son ascomicetes simples. Sin embargo, unos pocos géneros son basidiomicetes, como *Cryptococcus*, el agente causal de la criptococosis, y algunas especies no patógenas de *Candida*. La estructura simplificada y normalmente unicelular de las levaduras ha derivado claramente de otra forma micelar más compleja. Los organismos que resultaron son tan reducidos que es difícil determinar las afinidades con los diferentes grupos de hongos de los que, en última instancia, derivan. A pesar de todo, y teniendo en cuenta los conocimientos actuales, podemos decir que todas las levaduras derivan de antepasados pluricelulares, y que la evolución a las formas actuales unicelulares ocurrió varias veces a partir de más de un antepasado aun dentro del grupo de los ascomicetes. Las levaduras incluyen aproximadamente 39 géneros, con 350 especies. Se encuentran en una amplia gama de hábitats terrestres y acuáticos, en todos aquéllos en los que existe una fuente de carbono suficiente.

Hongos Imperfectos

Los Hongos Imperfectos, o Deuteromicetes, comprenden unas 25 000 especies descritas de hongos, con fase

ERGOTISMO

Muchos ascomicetes son parásitos de plantas superiores.

precursor de la dietilamida del ácido lisérgico (LSD). El

13-17
Penicillium y Aspergillus, dos de los géneros más comunes de Hongos Imperfectos. (a) Cultivo de Penicillium notatum, *el hongo productor de*

El cornezuelo, que es una de las enfermedades más conocidas, está provocado por *Claviceps purpurea*, un hongo parásito del centeno (*Secale cereale*) y otras gramíneas. Aunque el cornezuelo del centeno raramente provoca daños graves a la cosecha de centeno, es peligroso porque una pequeña cantidad mezclada con los granos de este cereal es suficiente para causar una enfermedad grave en los animales domésticos o en las personas que comen pan elaborado con su harina. El ergotismo, la intoxicación causada por el consumo de granos infectados por el cornezuelo del centeno, va acompañado frecuentemente de gangrena, espasmos nerviosos, delirios psicóticos y convulsiones. Esta enfermedad era frecuente durante la Edad Media, época en que se la denominaba fuego de San Antonio. En una epidemia que tuvo lugar en el año 994 murieron más de 40 000 personas. En 1722 el ergotismo derribó la caballería del Zar Pedro el Grande en vísperas de la batalla para la conquista de Turquía, y esto cambió el curso de la Historia.

Recientemente se ha sugerido que las acusaciones de brujería que en 1692 se profirieron en Salem Village (actualmente Danvers) y en otras comunidades de Massachusetts y Connecticut, que acabaron con numerosas ejecuciones de jóvenes adolescentes, podrían haber sido el resultado de una irrupción de ergotismo. El cornezuelo del centeno contiene amida de ácido lisérgico (LDA), un LSD se descierra [illegible] compuestos nitrogenados fisiológicamente activos en vertebrados) de *Claviceps purpurea* y sus derivados. Así pues, las convulsiones y la gangrena que van asociados al ergotismo están causados por alcaloides naturales.

Recientemente, en 1951, se produjo un brote de esta enfermedad en un pequeño pueblo francés en el que treinta personas estuvieron enfermas durante algún tiempo, imaginando que eran perseguidas por demonios y serpientes. Cinco de los aldeanos murieron. El cornezuelo del centeno, que estimula la contracción de la musculatura y la constricción de las arterias, se emplea en medicina. Sus propiedades, tanto las dañinas como las beneficiosas, provienen de sus alcaloides. En 1552 ya se utilizaba el cornezuelo para acelerar las contracciones uterinas durante el parto; en general, sus propiedades médicas se basan en su capacidad para incrementar la contracción muscular. Mediante la inhibición de las hormonas adrenalina, noradrenalina, y serotonina, los alcaloides del cornezuelo también dilatan las venas y, por lo tanto, disminuyen la presión sanguínea. Por esta razón, estos alcaloides se utilizan para tratar enfermedades como la angina pectoris (angina de pecho) y el glaucoma, donde la elevada presión sanguínea es un factor muy importante a controlar. Actualmente los estudios van dirigidos a la producción de cepas mejoradas de *Claviceps purpurea* y a su producción industrial.

En la fotografía pueden observarse los cuerpos fructíferos sólidos y negros de *Claviceps* –los esclerocios– entre las espículas o espiguillas. Después de la recolección de los granos, los esclerocios pasan el invierno en el suelo. Activados por el frío, producen un buen número de cuerpos pluricelulares portadores de esporas, que contienen abundantes peritecios. Cada peritecio contiene más de 100 ascos, que liberan sus ascósporas cuando el centeno y otros cereales están en floración. Las ascósporas germinan entre estas flores y el micelio resultante forma abundantes conidióforos los cuales están embebidos en un líquido dulce y pegajoso y que serán dispersados por los insectos a otras flores. Proliferando dentro de los granos inmaduros de las espigas, el hongo se convierte en la estructura negra de resistencia que se muestra en la fotografía; el esclerocio madura al mismo tiempo que los granos y se dispersa con ellos. Los alcaloides característicos de *Claviceps* sólo se producen durante el momento inicial de formación del esclerocio.

sexual desconocida (Figuras 13-17 y 13-18). La fase sexual puede ser desconocida porque el hongo no ha sido suficientemente estudiado o porque la ha perdido en el curso de la evolución. La mayoría de los hongos que carecen de fase sexual (los "hongos imperfectos") son ascomicetes que se reproducen sólo mediante conidios. Unos pocos son basidiomicetes, como lo muestra la presencia de septos y fíbulas, características de este grupo (ver Figura 13-29 página 216). Entre los Hongos Imperfectos son comunes los ciclos parasexuales que, al mantener la variabilidad, parece que compensan la carencia de reproducción sexual. En general, la clasificación de los miembros de esta clase se basa en el modo de formación de los conidios (Figuras 13-12 y 13-18). El grupo de los Hongos Imperfectos es artificial, está compuesto de organismos muy diversos; su mantenimiento se debe, fundamentalmente, a las ventajas que presenta de cara a la identificación de estos organismos. El grupo se puede considerar una clase, pero no es equivalente a las otras clases de hongos.

Entre los Hongos Imperfectos encontramos muchos organismos de gran importancia económica. Por ejemplo, algunos miembros del género *Penicillium* dan fragancia, olor y otras características muy apreciadas por los gastrónomos a algunos tipos de quesos. Uno de estos mohos, *Penicillium roqueforti*, fue encontrado por primera vez en unas cuevas cerca del pueblo francés de Roquefort. La leyenda cuenta que un joven aldeano

penicilina, mostrando los colores característicos durante el crecimiento y producción de esporas. (b) Cultivo de Aspergillus fumigatus, un hongo que causa enfermedades respiratorias al hombre. Nótese el patrón de crecimiento concéntrico producido por los "pulsos" sucesivos de producción de esporas.

(a)

(b)

13-18
Los conidióforos de los Hongos Imperfectos se utilizan para su clasificación. (a) Penicillium (ramificados) y (b) Aspergillus (densamente agrupados).

dejó su comida, un trozo de queso tierno, en una de estas cuevas y cuando volvió algunas semanas después encontró que el queso se había vuelto veteado (con aspecto de mármol) de sabor fuerte, y fragante. Solamente los quesos elaborados en estas cuevas particulares tienen permiso para utilizar la denominación Roquefort. Otra especie del mismo género, *Penicillium camemberti*, da al queso Camembert sus cualidades especiales. En Oriente, la pasta de soja (miso) se produce por fermentación de la soja con *Aspergillus oryzae*; la salsa de soja (shoyu) se produce por fermentación de la soja con una mezcla de *A. oryzae* y *A. soyae*. Las bacterias del ácido láctico y las levaduras también están implicadas activamente en el desarrollo del producto final. (El "tofu", o soja cuajada, y el "tempeh", un alimento similar rico en proteína del Asia tropical, se producen por fermentación de la soja con especies de *Mucor* y *Rhizophus*, respectivamente; estos hongos son zigomicetes. *Aspergillus oryzae* también es importante en los primeros pasos de la producción de sake, la bebida alcohólica tradicional del Japón; la levadura *Saccharomyces cerevisiae* lo es en las fases finales. Mediante el cultivo de colonias de *Aspergillus* en condiciones muy ácidas las industrias producen grandes cantidades de ácido cítrico. En Europa y Estados Unidos se está empezando a investigar el enriquecimiento de los piensos para ganado mediante la fermentación con *A. oryzae* (para incrementar el contenido en proteína).

Los antibióticos son sustancias producidas por un organismo vivo que inhiben el crecimiento de otro organismo (como una bacteria) y que por lo tanto pueden utilizarse con éxito en la terapia de muchas enfermedades humanas. Algunos de los antibióticos más importantes son producidos por Hongos Imperfectos. Alexander Fleming descubrió el primer antibiótico, cuando en 1928 notó que una cepa de *Penicillium* contaminante de un cultivo en agar nutritivo de *Staphylococcus* detenía el crecimiento de esta bacteria. Diez años después, Howard Florey y sus colegas de la Universidad de Oxford purificaron la penicilina y se desplazaron a Estados Unidos para promover su producción a gran escala. La demanda durante la Segunda Guerra Mundial fue tan alta que la producción de penicilina se incrementó de unos pocos millones de unidades por

mes en 1942 a más de 700 000 millones en 1945. La penicilina es efectiva para curar una amplia variedad de enfermedades causadas por bacterias grampositivas, incluyendo la neumonía, la escarlatina, la sífilis, la

Un grupo de Hongos Imperfectos, el de los dermatófitos (de las palabras griegas *dermatos*, piel + *phyton*, vegetal), es la causa de la tiña, del pie de atleta y de otras enfermedades fúngicas de la piel. Estas enferme-

mación de la piel. Sin embargo se pueden desarrollar cepas resistentes de bacterias que pueden proliferar y finalmente provocar también infecciones graves.

Durante la Segunda Guerra Mundial, en el Sur del Pacífico, hubo otros ejércitos del frente a más soldados

suministran los nutrientes, y a su vez el hongo los protege de condiciones ambientales extremas. Como consecuencia de esta relación simbiótica, los líquenes son capaces de vivir en los hábitats más austeros de la Tierra (Figura 13-19). Se han descrito unas 20 000 es-

gonorrea, la difteria, la fiebre reumática y muchas otras. Indudablemente muchas de las sustancias que utilizamos como antibióticos juegan en la naturaleza papeles ecológicos importantes, permitiendo a los organismos que las producen superar la competencia de otros.

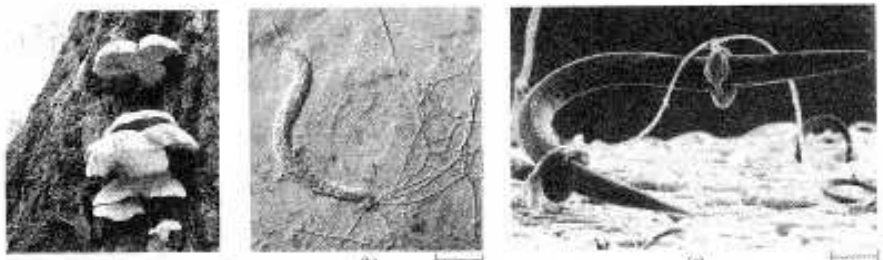
No todas las sustancias que producen los Hongos Imperfectos son aprovechables por el hombre. Por ejemplo, las aflatoxinas, un grupo de metabolitos secundarios estrechamente relacionados producidos por ciertas cepas de *Aspergillus flavus* y *Aspergillus parasiticus*, son altamente tóxicas y también carcinógenas (productoras de cáncer). Estos hongos a menudo contaminan los alimentos almacenados y constituyen un grave problema de salud pública. Las tricotecinas, otro grupo de toxinas fúngicas producidas por algunos géneros de Hongos Imperfectos, son potentes inhibidores de la síntesis de proteínas en eucariotas.

dades están especialmente extendidas en los trópicos. Los estados patogénicos de estos hongos son asexuales, pero muchos de ellos han sido ahora relacionados con especies de ascomicetes; a pesar de todo, se continúan clasificando en base a las formas causantes de enfermedad. El pie de atleta se manifiesta en condiciones cálidas y húmedas, y normalmente desaparece rápidamente si la persona cambia sus botas o zapatos por sandalias y mantiene secos sus pies. Aunque en la planta del pie haya del orden de 2 millones de bacterias por centímetro cuadrado, compitiendo por los nutrientes con los dermatófitos, el hongo puede salvar esta competencia porque crece directamente dentro de las células epidérmicas y porque ataca a las bacterias con los antibióticos que secreta. Los dermatófitos son mucho más activos que las bacterias metabolizando la queratina, una proteína fibrosa y resistente de las células epidérmicas que, al ser destruida, provoca la desca-

HONGOS DEPREDADORES

Entre los hongos más especializados se encuentran los hongos depredadores; éstos han desarrollado un buen número de mecanismos para capturar pequeños animales que les sirven de alimento. Aunque hace mucho tiempo que se conocen hongos microscópicos con tales hábitos, recientemente se ha descubierto que algunas especies de hongos de himenio laminar también atacan a los nemátodos y los consumen. El hongo "ostra" *Pleurotus ostreatus*, por ejemplo, crece sobre madera en descomposición. Sus hifas excretan unas sustancias que anestesian a los nemátodos, después de lo cual la hifa envuelve a estos pequeños gusanos y penetra en su interior; aparentemente el hongo los utiliza principalmente como fuente de nitrógeno y de esta manera suple los bajos niveles de nitrógeno que contiene la madera.

Algunos de los hongos imperfectos microscópicos secretan una sustancia pegajosa sobre la superficie de sus hifas en la que quedan adheridos protozoos, rotíferos, pequeños insectos y otros animales. Más de 50 especies de esta clase atrapan o cazan nemátodos. En su presencia, las hifas fúngicas producen lazos que se hinchan rápidamente y, cuando un nemátodo roza la superficie, los lazos se cierran. Presumiblemente la estimulación de la pared celular aumenta la cantidad de sustancias osmóticamente activas dentro de la célula, causando la entrada de agua a la célula e incrementando su turgencia.



(a) (b) (c)

(a) Pleurotus ostreatus. (b) Hifas de Pleurotus ostreatus convergiendo en la boca de un nemátodo inmovilizado. (c) El hongo imperfecto depredador Arthrobotrys dactyloides tiene atrapado a un nemátodo. La trampa consiste en unos anillos de tres células que se hinchan rápidamente hasta alcanzar tres veces su tamaño inicial, de manera que estrangulan el nemátodo. Una vez que el gusano ha sido atrapado, las hifas fúngicas crecen en el interior del cuerpo y lo digieren. Las células de los anillos pueden expandirse en menos de una décima de segundo.

tales líquenes constituyen el factor primario en el suministro de nitrógeno.

El color de los líquenes varía del blanco al negro, pasando por distintos matices de rojos, anaranjados,

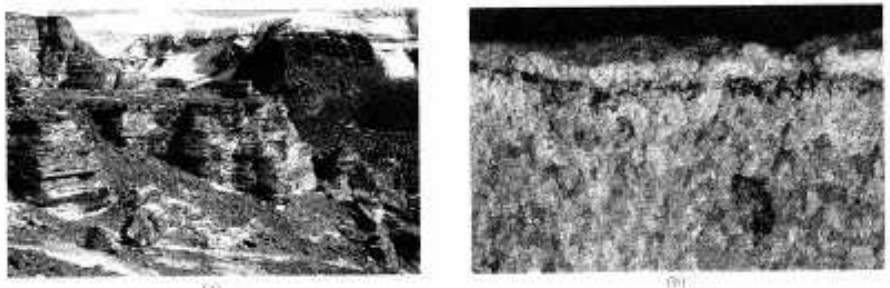
pecies del componente fúngico de los líquenes con apariencia muy variada y diferente de las aproximadamente 30 000 especies descritas de ascomicetes. En combinación con estos ascomicetes se han encontrado unos 26 géneros de organismos fotosintéticos. Los más frecuentes son las algas verdes *Trebouxia*, *Pseudotrebouxia* y *Trentepohlia*, y la cianobacteria *Nostoc*; un 90 % de los líquenes tienen a uno de estos cuatro géneros como componente fotosintético.

Los líquenes están ampliamente distribuidos en la naturaleza; se encuentran tanto en las regiones desérticas como en los árticos y crecen en suelos desnudos, troncos de árboles, rocas resecas por el sol, postes de vallas y en las cumbres azotadas por el viento de las cordilleras de todo el mundo (ver las Figuras 13-20, 13-21 y 13-22). Algunos líquenes son tan diminutos que son casi invisibles a ojo desnudo; otros, como los "musgos" de los renos, pueden cubrir kilómetros y kilómetros de terreno con un crecimiento que llega hasta los tobillos. La especie *Verrucaria serpuloides* es un líquen marino que vive permanentemente sumergido. Frecuentemente los líquenes son los primeros colonizadores de las áreas rocosas cuando éstas quedan expuestas. En la Antártida hay más de 350 especies de líquenes (Figura 13-19), mientras que sólo hay dos especies de plantas vasculares; actualmente se encuentran siete especies de líquenes en una pequeña área que abarca solamente 4° de latitud del Polo Sur. Los líquenes, mediante sus actividades, forman el primer suelo e inician una serie de procesos biológicos (ver la página 666) en esas áreas. Aquellos líquenes que poseen una cianobacteria como componente fotosintético son de especial importancia porque fijan nitrógeno atmosférico y lo proporcionan al suelo; en muchas regiones

Líquenes

Los líquenes son asociaciones simbióticas entre ascomicetes y algunos géneros de algas verdes o cianobacterias*. Los miembros fotosintéticos de estas asociaciones

* También hay aproximadamente una docena de especies de basidiomicetes que forman asociaciones con algas, pero están estrechamente relacionados con basidiomicetes de vida libre y no se parecen a los demás hongos formadores de líquenes.



(a) (b)

13-19
En esta región de la Antártida (a) aparentemente seca y sin vida los líquenes (b) viven justo por debajo de la superficie expuesta de arenisca. En la roca fracturada, las bandas coloreadas corresponden a zonas biológicamente distintas. Las zonas blancas y negras están formadas por un líquen, mientras que la zona verde se debe a la presencia de una alga verde unicelular no liquénica. En esta parte de la Antártida las temperaturas han descendido casi al punto de congelación en verano hasta probablemente los −60 °C en invierno.

marrones, amarillos y verdes, por lo que contienen muchos compuestos químicos insólitos. Pueblos de todo el mundo utilizaron líquenes como fuente de tinturas; por ejemplo, los antiguos paños asargados de lana se teñían con tinturas extraídas de líquenes. También muchos pueblos los utilizaron como medicinas, perfumes o fuentes secundarias de alimento.

A causa de lo fascinante que resulta esta asociación entre un hongo y una alga o cianobacteria incluida en él, los líquenes son objeto de muchas investigaciones biológicas. Aparentemente el componente fúngico desempeña el principal papel en la determinación de la forma del líquen; sin embargo, recientemente se ha demostrado que un solo tipo de hongo, asociado a diferentes clases de algas, puede producir individuos morfológicamente muy diferentes que tradicionalmente se habían situado en distintos géneros. Las algas o cianobacterias componentes de líquenes también se encuentran como especies independientes, mientras que los hongos liquénicos sólo se encuentran en la naturaleza formando parte de esta asociación.

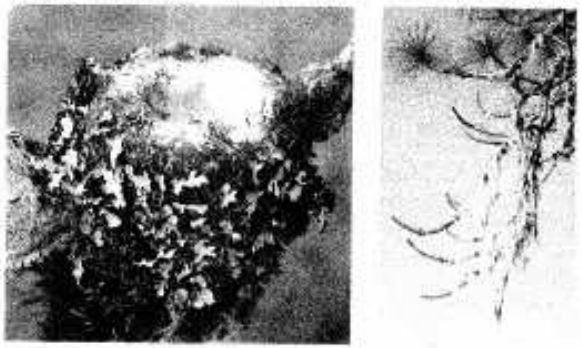
Algunos líquenes producen unos fragmentos especiales denominados *soredios* que se componen de hifas fúngicas y algas o cianobacterias (Figura 13-23). La dispersión de tales soredios sirve para establecer líquenes en nuevas localidades. Los hongos de líquenes a menudo también forman ascocarpos, similares a los de los hongos que no forman parte de líquenes excepto en que pueden persistir y producir esporas continuamente durante muchos años.

13-20
Un líquen pétreo creciendo sobre la superficie de una roca desnuda en California central.

Biología de los líquenes

¿Cómo pueden sobrevivir los líquenes en condiciones ambientales tan adversas que ninguna otra forma de vida puede soportar? Antes se creía que el éxito de los líquenes radicaba en la protección que el hongo ofrece al alga o a la cianobacteria frente a la desecación. En realidad parece ser que el hecho de que se sequen rápidamente es uno de los principales factores en la supervivencia de un líquen. A menudo, en la naturaleza los líquenes están muy desecados, con un contenido en agua que oscila entre el 2 y el 10 % de su peso seco. Cuando el líquen se seca, la fotosíntesis cesa; en este estado de "vida latente" los líquenes pueden soportar grandes intensidades de luz solar o temperaturas extremas de frío o de calor. En gran parte, el cese de la fotosíntesis depende de que la corteza superior del líquen se compacte y se vuelva oscura cuando está seco, cortando así el paso a la energía lumínica. Un líquen húmedo se destruye fácilmente mediante altas temperaturas o intensidades lumínicas, factores que no afectan a un líquen seco.

Cuando un líquen se humedece con la lluvia absorbe agua en un peso equivalente de 3 a 35 veces su peso seco. Los líquenes crecen lentamente y pueden vivir en áreas remotas que dificultan el control por otros medios.

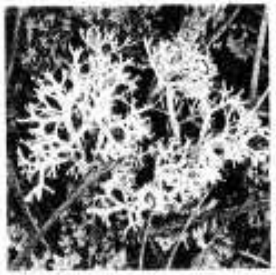


13-21
(a) Pannelia pericesta, *un líquen foliose creciendo alrededor de un nido de colibrí que se encuentra en la rama de un árbol muerto en Mississippi.* (b) *Barba de capuchino* (Usnea), *un líquen que crece epífito y a menudo forma masas en las ramas de los árboles. Aunque aparentemente es muy similar y también ocupa el mismo nicho ecológico que la "Barba española", tan común en el sur de los Estados Unidos, esta última es una espermatofita de la familia de la piña* (Bromeliaceae).

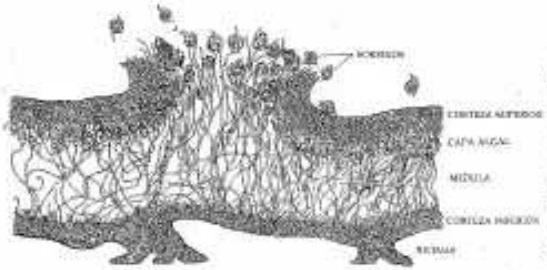
(a)

(b)

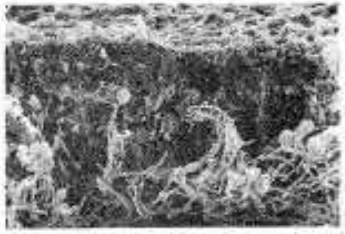
13-22
Algunos líquenes fructicosos ("arborescentes"). (a) Teloschistes chrysophthalmus. (b) Cladonia cristatella, *que mide de 1 a 2 centímetros de altura.* (c) Cladonia subtenuis, *comúnmente llamado "musgo de los renos", es en realidad un líquen. Los líquenes de este grupo, que son especialmente abundantes en las regiones árticas, concentraron las sustancias radiactivas que se liberaron después de pruebas nucleares. Los renos que comieron estos líquenes concentraron sustancias radiactivas y como consecuencia los transfirieron al hombre y a otros animales que consumieron renos directamente o bien sus derivados, como leche o queso.*



(c)



(a)



(b)

13-23
Sección transversal del líquen Lobaria verrucosa. *Los líquenes más simples están formados por una costra de hifas fúngicas entremezcladas con colonias de algas. En los líquenes más complejos, sin embargo, las hifas y las células algales están organizadas en un talo con una forma de crecimiento definida y con una estructura interna característica. Este líquen tiene cuatro capas distintas: (1) la corteza superior, una superficie protectora de hifas fúngicas muy gelatinizadas; (2) la capa algal, que consta de células algales y de hifas de pared delgada formando un entramado laxo; (3) la médula, una capa gruesa de hifas finas gelatinizadas, coloreadas, formando una red laxa. Esta capa, que representa unos dos tercios de la anchura total del líquen, parece ser la zona de almacenaje de compuestos de reserva, ya que las células de las hifas fúngicas son muy grandes; y (4) la corteza inferior, que es más delgada que la superior y está cubierta por unas finas proyecciones que fijan el líquen al sustrato. Los soredios son fragmentos de líquen formados por células algales y por hifas fúngicas; sirven para dispersar el líquen a nuevas áreas.* (b) *Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una sección de* Cladonia cristatella, *el mismo líquen de las Figuras 13-22b y 13-25, mostrando la corteza superior, la capa algal, y la médula. Este líquen no tiene corteza inferior.*

13-24
Haustorio del componente fúngico del líquen Strigula elegans, *penetrando en el componente algal, el alga verde* Cephaleuros virescens. *En la célula 13-23b es* Trebouxia, *una alga verde.* (a) *Célula algal rodeada de hifas fúngicas.* (b) *Penetración de haustorios fúngicos en células algales.* (c) *Grupos moleculares de los componentes fúngico*

13-25
Fotografía al microscopio electrónico de barrido de los primeros estadios de la interacción entre los componentes algal y fúngico de Cladonia cristatella *en*

seco en un espacio muy corto de tiempo. Si un líquen seco y quebradizo se sumerge en agua se vuelve flexible en pocos minutos. Esto se debe a la imbibición, un proceso puramente físico mediante el cual el líquen absorbe agua como si de un papel secante se tratara.

Un líquen alcanza su máxima vitalidad, medida por la tasa de fotosíntesis, después de empaparse de agua y empezar a secarse. La tasa de fotosíntesis alcanza un pico cuando el contenido en agua es del 65 al 90 % respecto al contenido máximo; por debajo de este nivel, si el líquen continúa perdiendo agua, la tasa de fotosíntesis decrece. En muchos ambientes el contenido en agua de un líquen varía enormemente a lo largo del día, y la mayor parte de la fotosíntesis tiene lugar sólo durante unas pocas horas, normalmente durante la madrugada, después del humedecimiento producido por la niebla o el rocío. Como consecuencia, los líquenes tienen una tasa de crecimiento extremadamente baja; su radio crece a una tasa de unos 0,1 a 10 milímetros por año. Con estos datos se ha estimado que algunos líquenes pueden tener hasta 4500 años de edad. El máximo desarrollo lo alcanzan aquellos líquenes que viven en la línea de costa y los que viven en montañas permanentemente cubiertas de niebla.

Aparentemente los líquenes absorben algunos nutrientes minerales del sustrato (lo sugiere el hecho de que cada especie se encuentra en un tipo característico de roca, suelo, o tronco), pero obtienen la mayoría de los elementos directamente del aire o del agua de lluvia. Los líquenes absorben y concentran rápidamente los elementos del agua de lluvia. Con sus actividades, los líquenes juegan un claro papel en el funcionamiento de los ecosistemas. Como no pueden excretar los elementos que absorben, los líquenes son particularmente sensibles a los compuestos tóxicos; las toxinas causan la deterioración de la clorofila del alga o de la cianobacteria. El crecimiento de un líquen es un indicador muy sensible a los compuestos tóxicos del aire contaminado, y se utiliza cada vez más como indicador de la contaminación atmosférica, sobre todo alrededor de las ciudades. Los líquenes son particularmente sensibles al dióxido de azufre, probablemente porque destruye rápidamente sus limitados contenidos de clorofila. El estado de salud de los líquenes y su composición química se utilizan como indicadores del estado del medio ambiente en el que viven. Por ejemplo, el análisis de líquenes se puede usar para saber la cantidad de metales pesados y de otros contaminantes que hay alrededor de las zonas industriales. Muchos líquenes tienen la capacidad de acumular metales pesados en el exterior de sus células, y de esta manera evitar sus daños.

Los líquenes se utilizaron para registrar los efectos de pruebas nucleares realizadas en la atmósfera. Actualmente se considera que los líquenes son buenos indicadores de la contaminación producida por sustancias radiactivas, contaminación que puede darse después de la caída de satélites, especialmente cuando esto ocurre

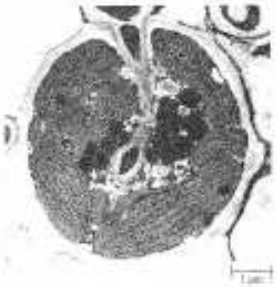
y los organismos fotosintéticos

¿Cuál es la relación entre los dos componentes de un líquen? Está claro que el hongo obtiene el carbono orgánico del alga o de la cianobacteria, de manera que el líquen se comporta como un organismo fotosintético, dependiendo sólo de la luz, del aire y de los nutrientes minerales. De hecho, mediante experimentos con dióxido de carbono marcado con ^{14}C, se ha podido seguir el movimiento del carbono orgánico desde el alga o la cianobacteria hasta el hongo. En aquellos líquenes que tienen una cianobacteria como *Nostoc* también es importante la fijación de nitrógeno por la bacteria y su transferencia hasta el hongo. Dentro del líquen, las hifas fúngicas forman un entramado espeso alrededor de las células fotosintéticas. Los haustorios (hifas especializadas de los hongos parásitos) penetran en las células fotosintéticas (Figura 13-24); otros órganos especializados, llamados apresorios, se extienden a lo largo de la superficie de las células fotosintéticas, penetrando en ellas mediante una especie de clavijas especializadas. La asociación con el hongo afecta profundamente el metabolismo de las células fotosintéticas. Por ejemplo, las algas verdes excretan grandes cantidades de dos alcoholes, el D-sorbitol y el D-ribitol, sólo cuando están asociadas a hongos para formar líquenes.

Es posible separar el componente fúngico y el componente algal o cianobacterial de un líquen y hacerlos crecer en cultivo puro. En estas condiciones, el hongo crece formando colonias compactas con una apariencia muy distinta a la del líquen. Para que pueda crecer el medio debe contener un gran número de hidratos de carbono, y normalmente no llega a esporular. En cambio, el componente algal o cianobacterial crece más rápidamente que cuando se encuentra asociado en un líquen. De alguna manera es más apropiado pensar que los líquenes son el resultado de un parasitismo controlado del alga o cianobacteria por parte del hongo, más que de una simbiosis; de todos modos, un líquen es más que la suma de sus componentes, y en ese sentido es un "organismo" diferenciado. Cuando los dos componentes crecen juntos en cultivo, el hongo parece controlar primero a su consorte fotosintético para adquirir después la apariencia característica de un líquen maduro (Figura 13-25).

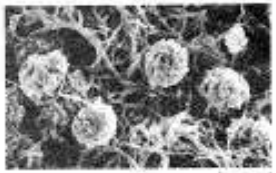
División Basidiomycota

Los hongos que nos son más familiares son miembros de esta gran división, que incluye unas 25 000 especies descritas –no sólo champiñones, mizcalos, setas venenosas, falos hediondos, yeznes o cuescos de lobo y setas yesqueras u hongos en estante, sino también dos grupos importantes de fitopatógenos: las royas y los carbones (ver Figura 13-26). Los basidiomicetes se distinguen del resto de los hongos por la producción de *basidiosporas*, situadas en el exterior de unas estructuras claviformes productoras de esporas llamadas *basi-*



algal destacan los cloroplastos densamente empaquetados.

(a)



(c)

fotosintético de este líquen (ver Figura

(b)

y algal en un líquen maduro.

dios (Figura 13-27). En la naturaleza la mayoría de los basidiomicetes se reproducen principalmente a través de la formación de basidiosporas. Aunque los basidiomicetes sean el grupo de hongos mejor conocido, indudablemente aún quedan muchas especies por descubrir.

El micelio de los basidiomicetes está siempre septado y, en muchas especies, pasa por dos fases diferenciadas durante el ciclo vital del hongo: la primaria y la secundaria. Cuando una basidiospora germina produce el *micelio primario*. Inicialmente este micelio puede ser plurinucleado, pero muy pronto se forman septos que lo dividen en células monocarióticas (uninucleadas). Normalmente la formación del *micelio secundario* es el resultado de la fusión de hifas primarias provenientes de diferentes apareamientos iniciales (en cuyo caso es heterocariótico) o bien de que no se formen septos después de la formación nuclear (en cuyo caso es homocariótico). En ambos casos se obtiene un micelio dicariótico (binucleado), ya que la cariogamia no tiene lugar inmediatamente después de la plasmogamia.

En el micelio secundario de los basidiomicetes los septos están perforados; con todo, se hallan revestidos por una estructura delgada que en conjunto tiene forma de barril (ausente en royas y carbones) (Figura 13-28). Los núcleos no son capaces de pasar a través de

13-26
El carbón del maíz es una enfermedad vegetal muy común. El hongo Ustilago maydis *produce unas masas de esporas negras y pulverulentas en las mazorcas jóvenes. Ustilago maydis es un carbón, un miembro de la clase Teliomycetes de la división Basidiomycota.*

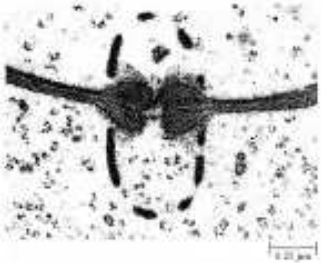
13-27
Fotografía al microscopio electrónico de barrido de la punta de un basidio de Aleurodiscus amorphus, *con basidiosporas verrucosas y alargadas, situadas cada una encima de otra de*

estos septos. En todos aquellos micelios heterocarióticos con manifiesta migración de núcleos los septos tienen sólo poros simples y grandes, similares a los de los ascomicetes (Figura 13-7).

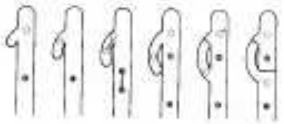
Las células apicales de las hifas del micelio secunda-

las cuatro esterigmas.

13-28
Septo característico del micelio secundario de un basidiomicete, en una fotografía al microscopio electrónico de Lactisaria sevalis, *un hongo común en las podredumbres de maderas. Como es normal en los basidiomicetes, el septo está perforado por un poro.*



13-29
(a) *En los basidiomicetes, las hifas dicariéticas se distinguen por la presencia de fíbulas por encima de los septos. Las fíbulas se forman durante la división celular; probablemente aseguran la distribución de los dos tipos de núcleos genéticamente distintos en el basidiocarpo. (b) Fíbulas y septos característicos en una hifa de basidiomicete.*



(a)

(b)

rio normalmente se dividen mediante la formación de fíbulas (Figura 13-29). Estas fíbulas, que aseguran la distribución de un núcleo en cada célula hija, son muy características de los basidiomicetes.

El micelio que forma el *basidiocarpo* –cuerpos carnosos productores de esporas, como los champiñones y bejines o cuiscos de lobo– es el micelio secundario. La formación del basidiocarpo suele requerir luz. Cuando se forma, el micelio secundario se diferencia en hifas especializadas que tienen diferentes funciones dentro del basidiocarpo. Por eso este micelio a menudo recibe el nombre de *micelio terciario*.

El grupo de los basidiomicetes se divide en tres clases: Hymenomycetes, Gasteromycetes y Teliomycetes.

Clase Hymenomycetes

La clase Hymenomycetes comprende setas comestibles y venenosas, hongos coralinos, y setas yesqueras o en estantes (ver Figura 13-4 y 13-30). Se incluyen en esta clase todos los hongos que producen basidiosporas expuestas sobre el basidiocarpo; los Gasteromycetes incluyen aquellos hongos que forman esporas encerradas *dentro* del basidiocarpo. Los basidios de los Hymenomycetes siempre se forman en un himeneo (característica que da nombre al grupo) y no a partir de células únicas dispersas, como los Teliomycetes. Los basidiocarpos característicos como Hymenomycetes y Gasteromycetes son análogos a los ascocarpos de los ascomicetes.

Algunos Hymenomycetes tienen basidios claviformes no septados (no divididos internamente). Cada uno lleva normalmente cuatro basidiósporas, cada una con una diminuta proyección llamada *esterigma* (Figuras 13-27 y 13-31). Otros –los hongos gelatinosos (Figura 13-32)– tienen basidios septados (divididos internamente) como los de los Teliomycetes.

La estructura que reconocemos como seta es un basidiocarpo. Normalmente una seta consiste en un sombrero, o *píleo*, situado encima de un pie o estipite. Generalmente las masas de hifas del basidiocarpo forman diferentes tejidos y capas. Al inicio de su desarrollo –estadio de "botón"– la seta puede estar cubierta por un tejido membranoso que se rompe cuando ésta se alarga. En muchos géneros los restos de este tejido son visibles en la cara superior del sombrero, y también en la base del estipite donde forman una estructura cialiforme llamada *volva*. En la mayoría de los Hymenomycetes, la cara inferior del sombrero presenta unos pliegues radiales de tejido denominados *laminillas* (Figura 13-31). En otros miembros de la clase el himenio está localizado en otra parte: por ejemplo, en los hongos coralinos (Figura 13-31d) el himenio está recubriendo unas proyecciones con apariencia de dientes o dedos. En las setas yesqueras y en los boletos (ver Figura 13-30b) el himenio reviste los poros.

En los hábitats relativamente uniformes como los prados, el micelio productor de setas se extiende por debajo del suelo, creciendo hacia los lados hasta abarcar una superficie que puede tener hasta 30 metros de diámetro. En una zona abierta, el micelio se expande en todas direcciones, muriendo en la zona central y produciendo basidiocarpos en los bordes externos, donde está creciendo de forma más activa, ya que en esta área abundan los nutrientes del suelo. En consecuencia las setas aparecen en círculo, y cuanto más crezca el micelio mayor será el diámetro del círculo. En las leyendas populares europeas estos círculos de setas reciben el nombre de "corros de bruja" (ver Figura 13-36).

Los basidiomicetes mejor conocidos son los de himenio laminar. *Agaricus campestris*, el champiñón de campo, es particularmente abundante. *Agaricus bisporus*, una especie muy próxima a la anterior, es una de las pocas setas que se pueden cultivar industrialmente. Se comercializa en más de 70 países, y el valor de la producción mundial sobrepasa los 14 000 millones de dólares. Junto a la seta oriental "shiitake", *Lentinus edodes*, *Agaricus bisporus* representa el 86 % de la producción mundial. También se empiezan a cultivar otras setas, y muchas se recolectan en el bosque y luego se venden más o menos legalmente. No todas las setas son comestibles; entre los hongos laminares también hay especies venenosas. Por ejemplo, el género *Amanita* incluye las setas más tóxicas, pero también algunas comestibles. Un mordisco de *Amanita phalloides*, puede

(a)

(b)

(c)

(d)

13-30
Basidiomycetes –miembros de la clase Hymenomycetes. (a) Metamoscas, Amanita muscaria. *Puede observarse la seta en varios estadios de su crecimiento; las laminillas pueden observarse en la seta caída. Una de las características típicas de este género de setas, que incluye a muchas especies venenosas, es la presencia de un anillo en el pie y de restos de volva en la base. (b)* Suillus bovinus, *un boleto. En los boletos, las laminillas que encontramos en muchas clases de setas están reemplazadas por poros. (c) Seta yesquera,* Ganoderma tsugae. *Los hongos de este tipo son los responsables de la mayoría de las podredumbres de la madera. (d) Un hongo coralino comestible,* Hericium coralloides. *El himenio, una capa externa de basidios portadores de esporas, se halla recubriendo todo el basidiocarpo.*

(a) (b)

(c)

13-31
Coprinus, una seta común. (a) *Sección transversal de las laminillas. Los márgenes relativamente oscuros de las laminillas constituyen la capa himenial.* (b) *Sección transversal de la capa himenial, mostrando basidios y basidiosporas en desarrollo.* (c) *Basidiosporas casi maduras unidas al basidio por los esterigmas.*

ser fatal. Algunos basidiomicetes contienen sustancias químicas que si se consumen producen alucinaciones.

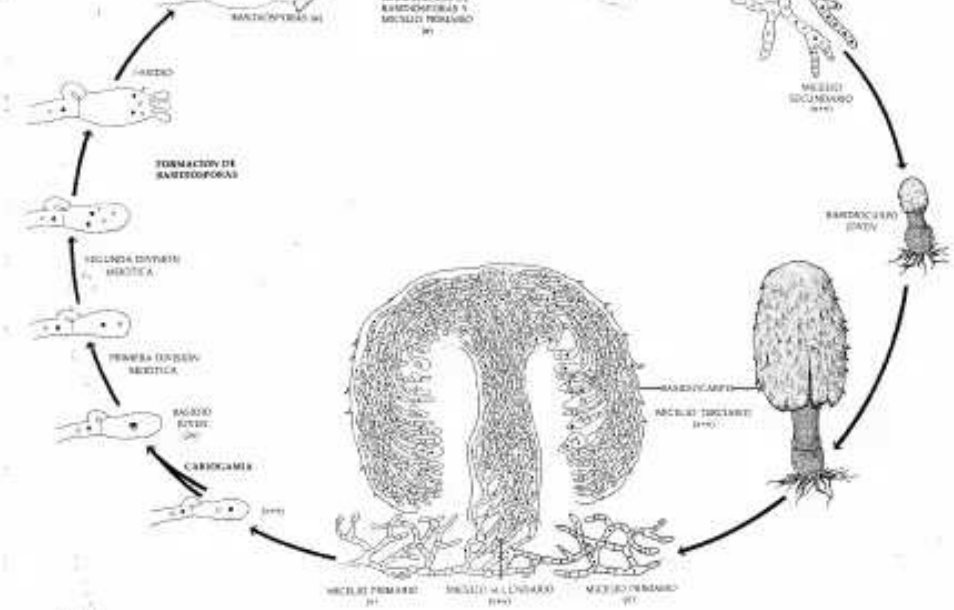
La Figura 13-33 muestra el ciclo vital representativo de una seta. Los basidios se forman en el himenio que recubre las laminillas, cada uno en el ápice de una hifa dicariótica. Inmediatamente después de que el basidio joven aumenta de tamaño se produce la cariogamia. Seguidamente cada núcleo sufre meiosis y se obtienen cuatro núcleos haploides. Cada uno de estos cuatro núcleos migra a un esterigma, que crece por su extremo hasta formar una basidiospora uninucleada. La capacidad reproductiva de un sola seta es enorme: un solo basidiocarpo produce miles de millones de esporas.

Clase Gasteromycetes

Los Gasteromycetes producen basidiosporas dentro del basidiocarpo, que está totalmente cerrado al menos durante una parte de su desarrollo. Probablemente esta clase ha derivado de los Hymenomycetes. Entre los miembros más comunes de esta clase están los falos hediondos (*Phallus impudicus*), las estrellas de tierra (*Geastrum triplex*), las falsas trufas, los nidiitos (*Cyathus striatus*), y los cuescos de lobo o bejines (*Lycoperdon ericetorum*) (Figura 13-35). Los falos hediondos (Figura 13-35b) tienen una morfología remarcable: se desarrollan bajo la tierra en sacos o bolsas resistentes. En la madurez, se diferencian en un receptáculo inferior, derivado de la bolsa de la cual se desarrollaron; un pie; y una gleba, que es un himenio externo convoluto. En la gleba se sitúan las masas de esporas pegajosas y malolientes que las moscas y los escarabajos visitan regularmente, dispersando las esporas en sus excrementos.

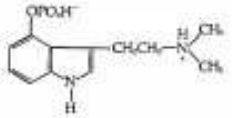
Los cuescos de lobo (*Lycoperdon*) también son Gasteromycetes comunes. En la madurez el interior del cuesco de lobo se seca, y con una ligera presión libera una nube de esporas (Figura 13-35a). Un solo cuesco de lobo puede producir varios billones de basidiosporas. Los nidiitos (*Cyathus*) (Figura 13-35c) inician su desarrollo igual que los cuescos de lobo, pero la desintegración de muchas de sus estructuras internas hace que parezcan diminutos nidos de pájaro.

13-32
Hongo gelatinoso creciendo sobre una rama muerta en la selva amazónica de Brasil. Los hongos gelatinosos son los únicos Hymenomycetes que forman basidios septados.



13-33
Ciclo vital de una seta (división Basidiomycota, clase Hymenomycetes). El micelio primario se produce a partir de las basidiósporas. El micelio dicariótico secundario se forma a partir del micelio primario. Algunos micelios secundarios resultan de la fusión de hifas de origen distinto, en cuyo caso el micelio es heterocariótico. El micelio secundario se divide y se diferencia para formar un micelio terciario, que es el que constituye el basidiocarpo.

13-34
Las setas tienen un papel prominente en las ceremonias religiosas de algunos grupos de indios del Sur de México y de Centroamérica; los indios comen algunos basidiomicetes por sus propiedades alucinógenas. Una de las setas más importantes es Psilocybe mexicana, que se puede observar en esta fotografía hecha en un prado cerca de Huautla de Jiménez, en Oaxaca, México. La hechicera María Sabina está comiendo Psilocybe durante una ceremonia religiosa a media noche. La psilocibina es la sustancia química responsable de las experiencias visionarias que sufren los que comen esta seta "sagrada"; el compuesto tiene una estructura análoga al LSD y a la mescalina (ver Figura 29-50, página 618).



PSILOCIBINA

13-35
Basidiomicetes miembros de la clase Gasteromycetes. (a) Bejines o cuescos de lobo, Lycoperdon ericetorum. Las esporas se liberan por el poro apical. (b) Falo hediondo, Phallus impudicus. (c) Nidiitos, Cyathus striatus.

sólo podían vivir como parásitos obligados de plantas vasculares, pero actualmente algunas especies se pueden mantener en cultivos artificiales. Algunos carbones también son capaces de completar su desarrollo en condiciones de laboratorio.

La primera manifestación externa de la infección en el trigo es la aparición de manchas lineales de color rojizo en las hojas y en el tallo (estadio de roya). Estas manchas son *uredosoros*, que contienen *uredósporas* unicelulares y dicarióticas. Durante todo el verano se

(a)

(c)

(b)

(d)

Esporas se desarrollan por el polo apical de cada cuesco de lobo y se dispersan con el viento. (b) Falo hediondo, Phallus impudicus. *Las basidiosporas están situadas en unas masas hediondas y pegajosas en la parte superior de la seta. Las moscas, como el individuo de* Mydaea urbana *de la fotografía, se alimentan de esta seta y dispersan sus esporas, que se adhieren en gran número a sus patas y a sus cuerpos. (c) Nidiles.* Cyathus stratus. *Las estructuras esferoidales de estos "nidos" contienen las basidiosporas, que se dispersan con la caída de las gotas de lluvia. (d) Estrella de tierra,* Geastrum triplex. *En este género la capa externa típica de un cuesco de lobo está dehiscente.*

13-36
Un "corro de brujas" parcial formado por la seta Agaricus arvensis. *Se estima que algunos corros tienen más de 500 años de edad. Como los nutrientes del suelo se han agotado, a menudo la hierba que se encuentra por dentro de anillo está menos desarrollada y tiene un color más claro que la hierba que se encuentra por fuera del anillo.*

Clase Teliomycetes

La clase Teliomycetes comprende dos grandes órdenes de hongos: las royas (orden Uredinales) y los carbones (orden Ustilaginales). Los miembros de esta clase difieren del resto de los basidiomicetes en que no forman basidiocarpos. No obstante si forman hifas dicarióticas y basidios que están separados como los de los hongos gelatinosos (miembros de la clase Hymenomycetes). Las royas y los carbones (ver Figura 13-26) producen esporas en masas, las cuales son más pequeñas en las royas y reciben el nombre de *soros*. Como patógenos de vegetales, las royas y los carbones son de una gran importancia económica, ya que causan pérdidas de miles de millones de dólares cada año en las cosechas de todo el mundo.

El ciclo vital de la mayoría de las royas es muy complejo, por lo que estos patógenos están desafiando continuamente a los fitopatólogos en su tarea de tenerlos bajo control. Hasta hace poco se creía que las royas

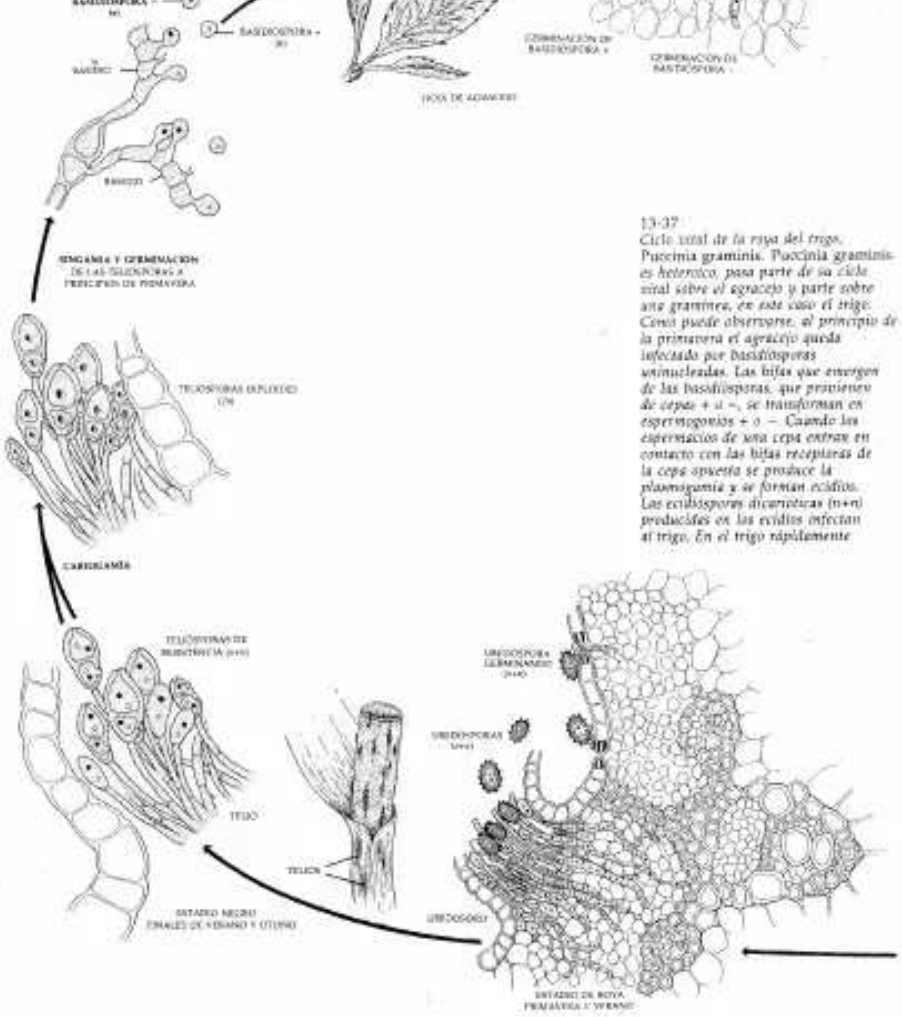
El ciclo de *Puccinia graminis*, la roya del trigo, es un buen ejemplo del ciclo vital de una roya. *Puccinia graminis* es una de las 7000 especies de royas. Existen numerosas cepas de *Puccinia graminis* que, además de al trigo, parasitan otros cereales como la cebada, la avena, el centeno, y varias especies de gramíneas silvestres. *Puccinia graminis* es una fuente continua de pérdidas económicas para los productores de trigo. Solamente en un año, las pérdidas en Minnesota, Dakota del Norte, Dakota del Sur, y las provincias cerealeras de Canadá, sumaron cerca de 8 millones de toneladas métricas. Ya en el año 100 D. de J.C. Plinio describió a la roya del trigo como "la plaga más importante de las cosechas". Actualmente los fitopatólogos combaten ampliamente esta roya mediante la producción de variedades de trigo resistentes, pero la mutación y la recombinación en la roya hacen que estas ventajas tengan una vida muy corta. El proceso parasexual que resulta en la recombinación somática es uno de los factores más importantes en la generación de nuevas cepas patógenas de la roya del trigo.

Puccinia graminis es *heteroica*: esto es, requiere dos huéspedes diferentes para completar su ciclo vital (Figura 13-37). Los parásitos *autoicos*, en cambio, necesitan sólo un huésped. *Puccinia graminis* puede crecer indefinidamente sobre su huésped gramíneo, pero en él sólo se reproduce asexualmente. Para que tenga lugar la reproducción sexual la roya debe pasar parte de su ciclo vital sobre el agracejo (*Berberis*), y parte sobre la gramínea. Uno de los métodos para intentar eliminar esta roya ha sido erradicar los agracejos. Por ejemplo, en la época de la colonización de Norteamérica, la colonia real de Massachusetts aprobó una ley que ordenaba que "quienquiera que tuviera cualquier arbusto de agracejo en tierra de su propiedad... debía hacer que fuera arrancado o destruido en o antes del treceavo día de junio de 1760".

La infección del agracejo ocurre en la primavera, cuando las basidiosporas uninucleadas infectan la planta y forman *espermogonios* en forma de botella, inicialmente en la cara axial de las hojas. La forma de *Puccinia graminis* que crece sobre el agracejo consta de cepas + y − separadas, de manera que las basidiosporas y los espermogonios que derivan de ellos son de tipo + o −. Cada espermogonio contiene dos tipos de hifas: uno que produce cadenas de células pequeñas llamadas *espermacios* y otro que recibe el nombre de *hifas receptoras*. Los espermacios se descargan a través de una abertura en el espermogonio. Si un espermacio + de un espermogonio toma contacto con una hifa receptora − de otro espermogonio, o viceversa, se produce plasmogamia y se forman hifas dicarióticas. A partir de las hifas dicarióticas que se extienden por debajo del espermogonio se forman los primeros ecidios. Los *ecidios* se forman primariamente en el envés de la hoja, y en su interior se van produciendo cadenas de ecidiósporas. Después las ecidiósporas dicarióticas infectarán el trigo.

Ciertos hongos juegan un papel crucial en la nutrición mineral de algunas plantas vasculares. Si tenemos plántula de muchas especies forestales creciendo en una solución nutritiva estéril y las trasplantamos a un prado, por ejemplo, observaremos que crecen muy mal y que finalmente mueren por malnutrición, aunque el suelo sea rico en nutrientes (Figura 13-38). En cambio, si añadimos alrededor de las raíces una pequeña cantidad de suelo forestal (un 0,1 % en volumen), que contenga los hongos apropiados, observaremos que las plántulas crecen normalmente. La restauración del crecimiento normal se debe a la función de las *micorrizas* ("raíces fúngicas"), que establecen un contacto íntimo con las raíces vegetales y establecen una asociación simbiótica de beneficio mutuo entre raíces y hongos.

En la mayoría de los grupos de plantas vasculares se establecen micorrizas. Sólo unas pocas familias de fanerógamas carecen de micorrizas, o las forman muy raramente; entre ellas están las familias de la mostaza y



13-37
Ciclo total de la roya del trigo. Puccinia graminis. Puccinia graminis es heterico, pasa parte de su ciclo vital sobre el agracejo y parte sobre una gramínea, en este caso el trigo. Como puede observarse, al principio de la primavera el agracejo queda infectado por basidiósporas uninucleadas. Las hifas que emergen de las basidiósporas, que provienen de cepas + o −, se transforman en espermogonios + o −. Cuando los espermacios de una cepa entran en contacto con las hifas receptivas de la cepa opuesta se produce la plasmogamia y se forman ecidios. Las ecidiósporas dicarióticas (n+n) producidas en los ecidios infectan al trigo. En el trigo rápidamente aparece unas rayas rojizas, los uredosoros, que contienen uredósporas unicelulares y dicarióticas. Las uredósporas, que se producen durante todo el verano, reinfectan al trigo. Cuando se acerca el invierno las pústulas rojizas se transforman en telios de color oscuro, que contienen teliósporas bicelulares y dicarióticas, las cuales no infectarán a ninguno de los huéspedes. Al iniciarse la primavera, se fusionan los dos núcleos de cada una de las dos células de la teliospora (cariogamia). Seguidamente se produce la meiosis y las dos células de la teliospora germinan. Cada célula se transforma en un basidio con cuatro basidiósporas haploides.

el repollo Brasicaceae y de los carrizos y juncos Cyperaceae. Las raíces enmarañadas y muy finas de las Proteaceae parecen jugar un papel similar al de las micorrizas en otras plantas.

13-39
Endomicorrizas. Cicutus virosicorne, un zigomicete, creciendo asociado a raíces de puerro (Allium porrum). (a) Vista general de raíces de puerro aplastadas, mostrando las vesículas. (b) Vesículas en una raíz de puerro. (c) Arbúsculos en una raíz de puerro. En las infecciones recientes predominan los arbúsculos, pero en estados más avanzados las vesículas son mayoritarias.

Aparentemente muchas plantas tienen un crecimiento normal con buenos suministros de ciertos elementos esenciales, especialmente de fósforo, aun cuando carecen de micorrizas; sin embargo, si la presencia de elementos esenciales es limitante, las plantas que carecen de micorrizas crecen muy poco o nada. El papel de las micorrizas en la transferencia directa de fósforo desde el suelo hasta las raíces se ha verificado experimentalmente. A cambio, la planta aporta hidratos de carbono al hongo simbiótico. Uno de los aspectos más fascinantes de las micorrizas es que, en ciertas condiciones, pueden actuar de puente entre plantas huéspedes de micorrizas permitiendo el paso de productos de la fotosíntesis, de fósforo, y probablemente de otras sustancias. De este fenómeno, que puede ser de gran importancia en la naturaleza, necesitamos obtener aún más datos.

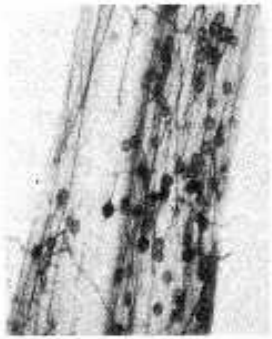
13-38
Micorrizas y nutrición de los árboles. Plántulas de nueve meses de pino (Pinus strobus) que estuvieron dos meses en una solución nutritiva estéril y luego se trasplantaron al suelo de un prado. Las plántulas de la izquierda se trasplantaron directamente. Las plántulas de la derecha, antes de ser trasplantadas al suelo de prado estuvieron dos semanas en un suelo forestal que contenía hongos.

Endomicorrizas

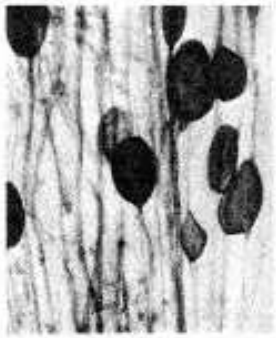
Hay dos tipos principales de micorrizas: *endomicorrizas* y *ectomicorrizas*. Las endomicorrizas son con mucho las más comunes; se dan en un 80 % de las plantas vasculares. El componente fúngico es un zigomicete, con menos de 100 especies de este grupo relacionadas con estas asociaciones en todo el mundo. Por lo tanto, las relaciones endomicorrícicas no son altamente específicas. La hifas fúngicas penetran en las células corticales de la raíz del vegetal, y en su interior forma ovillos, protuberancias o ramificaciones diminutas (Figura 13-39). Las hifas también se extienden por el volumen de suelo colindante. Dos de las protuberancias intracelulares más características reciben los nombres de vesículas y arbúsculos, y por eso a menudo las endomicorrizas reciben el nombre de micorrizas vesiculares-arbusculares (y se abrevian como micorrizas V/A).

Las endomicorrizas adquieren una importancia particular en los trópicos, donde los suelos tienden a estar cargados positivamente y por lo tanto la retención de fosfatos es muy fuerte, tanto que llega a ser limitante para el crecimiento vegetal (ver el ensayo de la página 526). En cambio, la mayoría de los suelos de las regiones templadas están cargados negativamente. Como los granjeros pobres de los trópicos a menudo no tienen posibilidades de aportar fertilizantes al suelo, las endomicorrizas pueden jugar un papel especialmente crítico al permitir que los fosfatos sean aprovechables para los cultivos (Figura 13-40). Sin duda, una mejor comprensión de las relaciones micorrícicas será la clave para disminuir la cantidad de fertilizantes (especialmente fosfatos) que debemos aplicar a los cultivos para obtener buenas cosechas, así como para manejar de manera efectiva prados y otras comunidades vegetales naturales. Parece ser que la aplicación comercial de cepas de endomicorrizas seleccionadas a los cultivos, con el fin de obtener mejores rendimientos, es una posibilidad cada vez más atrayente.

13-40
Entramado de raíces y hongos sobre una hoja en descomposición de la selva amazónica. Este entramado hace que menos de una centésima parte de los nutrientes penetren más de 5 centímetros dentro del suelo. Los hongos micorrícicos transfieren a las raíces de la planta la mayor parte de los nutrientes que contiene esta hoja caída. Cuando se tala un bosque tropical esta relación se destruye, y generalmente el suelo pierde fertilidad rápidamente.



(a)



(b)

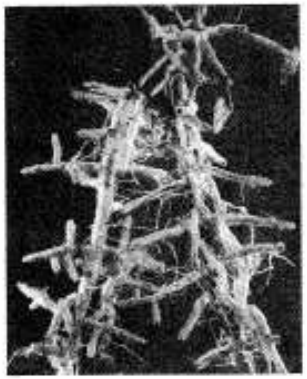
(c)

13-41
Raíces finas ectomicorrícicas en un tipo de abeto (Tsuga heterophylla). En estas ectomicorrizas normalmente el hongo forma una vaina alrededor de la raíz, llamada manto fúngico. Las hormonas secretadas por el hongo provocan la ramificación de la raíz. Este patrón de crecimiento y la vaina fúngica dan a las ectomicorrizas una apariencia característica esponjosa y ramificada. Las hebras delgadas que se extienden desde la micorriza son rizomorfos, que son haces de hifas que funcionan como extensiones del sistema radicular.

Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas (Figura 13-41) son características de algunos grupos de árboles y arbustos principalmente habitantes de las regiones templadas. Estos grupos comprenden la familia del haya y el roble (Fagaceae), la de los sauces (Salicaceae), y la de los pinos (Pinaceae), así como ciertos grupos de árboles tropicales que forman bosques densos con sólo una o pocas especies. Los árboles que crecen en los límites de la vegetación arbórea –como los pinos en las montañas del Norte, los *Eucalyptus* en Australia, y el haya austral (*Nothofagus*; ver Figura 29-8, página 590)– a menudo son ectomicorrícicos. Aparentemente la asociación ectomicorrícica hace más resistentes a los árboles frente a condiciones severas, al frío, y a la sequía que suelen darse en las zonas límites del crecimiento de árboles.

En las ectomicorrizas el hongo envuelve la raíz pero no penetra en sus células (Figura 13-42). El micelio se extiende mucho hacia el interior del suelo y juega un papel importante transfiriendo carbono orgánico a la planta. A menudo los pelos radicales desaparecen, evidentemente su función ha sido reemplazada por las hifas fúngicas. Mayoritariamente las ectomicorrizas se forman con basidiomicetes, pero en algunas están implicados ascomicetes, incluidas las trufas. Por lo menos hay 5000 especies de hongos implicados en ectomicorrizas, a menudo con un grado elevado de especificidad.



Otros tipos de micorrizas

Existen otros dos tipos de micorrizas característicos de dos grupos de vegetales: por un lado las de la familia de los brezos (Ericaceae) y otros grupos afines, y por otro lado las asociadas a las orquídeas (Orchidaceae).

y 18) han revelado que las asociaciones endomicorrícicas eran tan frecuentes como lo son en las plantas actuales. Este descubrimiento llevó a K.A. Pirozynski y a D.W. Malloch a sugerir que la evolución de las aso-

La división Ascomycota, cuyos miembros reciben vulgarmente el nombre de ascomicetes, contiene unas 30 000 especies descritas, más que ningún otro grupo de hongos. Su característica distintiva es el asco: una estructura en forma de

SUGERENCIAS PARA LECTURAS POSTERIORES

13-42
Sección transversal de una ectomicorriza en raíces finas de Pinus. Las hifas del hongo están sobre toda situadas en los espacios entre las células corticales.

En las Ericaceae, el hongo llega a constituir más del 80 % del peso de la micorriza. Las hifas forman una prominente tela de araña por encima de la superficie radicular, y desde ahí las hifas laterales finas penetran en las células corticales de la planta. Aunque soportar una biomasa fúngica tan grande representa un gasto energético muy elevado para la planta, la relación parece ser fundamental al permitir a las Ericaceae colonizar suelos ácidos pobres en nutrientes. Los miembros de la familia Ericaceae son muy comunes en estos tipos de hábitats. En estas micorrizas están implicados tanto ascomicetes como basidiomicetes. En algunos subtipos de micorrizas propios de las Ericaceae, el hongo forma una vaina alrededor del tejido radicular a la vez que penetra en él; en otros subtipos, al hongo es enteramente interno.

Las micorrizas que aparecen en las raíces de Ericaceae suelen tener la función sobre todo de aumentar el suministro de nitrógeno, más que de fosfato; este hecho es de gran importancia para las Ericaceae que a menudo crecen en suelos ácidos. También parece incrementar su tolerancia a los metales pesados, que siempre son un riesgo en condiciones ácidas, tanto si se deben a causas naturales como a la lluvia ácida.

De forma natural las semillas de las orquídeas sólo germinan en presencia de un hongo determinado. Esta asociación micorrícica es única porque el hongo, que es interno, también suministra carbono a la planta, al menos durante el estado de plántula. La mayoría de hongos implicados en estas asociaciones son basidiomicetes, y en total suman más de 100 especies.

Las micorrizas y la historia de las plantas vasculares

El estudio de los fósiles de las primeras plantas vasculares (discutidos con más detalle en los Capítulos 17 y 18) sugiere que la aparición de las asociaciones micorrícicas podría haber sido un paso decisivo en la colonización vegetal de la tierra firme. Teniendo en cuenta que los suelos de los primeros tiempos de la colonización eran extremadamente pobres, el papel de los hongos micorrícicos (probablemente zigomicetes) pudo haber tenido una importancia capital, sobre todo facilitando la obtención de fósforo y de otros nutrientes. Entre las plantas que colonizan suelos extremadamente pobres en nutrientes se ha demostrado una relación similar: aquellos individuos que tienen endomicorrizas tiene mayores probabilidades de sobrevivir. Así, lo que inicialmente invadió la tierra firme quizá no era un sólo organismo sino más bien una asociación simbiótica de organismos, comparable a la de los líquenes.

RESUMEN

Los hongos, junto a las bacterias heterótrofas, son los principales descomponedores de la biosfera, degradando moléculas orgánicas y reciclando carbono, nitrógeno, y otros componentes del suelo y del aire. Los hongos son organismos no fotosintéticos de rápido crecimiento que de manera característica forman unos filamentos llamados hifas, que pueden ser septados o aseptados. En la mayoría de hongos, las hifas están muy ramificadas, formando un micelio.

Los hongos, que mayoritariamente son terrestres, se reproducen mediante diversos tipos de esporas, que normalmente son dispersadas por el viento. En ningún estadio de su ciclo vital forman células móviles. Entre las particularidades genéticas de los hongos están los fenómenos de heterocariosis y parasexualidad. Un hongo heterocariótico es aquél que contiene núcleos genéticamente diferentes en un citoplasma común. La parasexualidad implica la fusión de núcleos haploides para formar núcleos diploides, con cruzamiento entre los cromosomas implicados, y con su posterior separación para volver a formar núcleos haploides. Esto proporciona una alternativa a la recombinación genética y es especialmente importante en aquellos hongos que no se reproducen sexualmente.

El glucógeno es el principal polisacárido de reserva de los hongos. El componente principal de las paredes celulares fúngicas es la quitina. La mayoría de hongos son saprófitos; esto es, viven sobre materia orgánica vegetal y animal muerta. Los rizoides son unas hifas especializadas en anclar los cuerpos de algunos hongos saprófitos al sustrato. A menudo los hongos parásitos tienen hifas especializadas (haustorios) mediante las cuales extraen carbono orgánico de las células vivas de otros organismos.

Además de su papel como descomponedores, los hongos son importantes económicamente para el hombre como destructores de alimentos y de otros materiales orgánicos. Este grupo incluye también las levaduras, el género *Penicillium* y otros productores de antibióticos, quesos, mohos, y setas comestibles.

Los zigomicetes (división Zygomycota) tienen micelio cenocítico. Generalmente sus esporas asexuales se forman dentro de esporangios que son estructuras en forma de saco en el interior de las cuales el protoplasma se convierte en esporas. Los zigomicetes reciben este nombre porque forman zigosporangios durante el curso de la reproducción sexual.

ROSS, IAN K.: *Biology of the Fungi: Their Development, Regulative and Associations*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Una visión concisa sobre hongos, orientada desde el punto de

El empleo de métodos de control integrados es útil en el control de esta devastadora infección fúngica, que ha arrasado los olmos de Europa y de Norteamérica.

STRUNK, STEVE: "The New Yeast Genetics". Nature 305: 291.

saco en cuyo interior se forman esporas meióticas, llamadas ascósporas. En el ciclo vital característico se fusionan los protoplasmos de los gametangios masculino y femenino, y el gametangio femenino produce filamentos dicarióticos (que contienen núcleos haploides apareados). El asco se forma en el extremo de una hifa dicariótica. La reproducción asexual también se da mediante la producción de esporas; de forma característica los ascomicetes forman un tipo de espora asexual que recibe el nombre de conidio. Las levaduras son ascomicetes unicelulares que se reproducen asexualmente por gemación o por escisión, y para reproducirse sexualmente forman ascos no incluidos en ningún cuerpo productor de esporas.

Un grupo artificial de hongos –el de los Hongos Imperfectos– contiene centenares de especies con ciclo sexual desconocido. La mayoría de los Hongos Imperfectos son ascomicetes, y unos pocos son basidiomicetes.

Los líquenes son asociaciones simbióticas entre ascomicetes (y unos pocos basidiomicetes) y algas verdes o cianobacterias. El hongo obtiene su alimento del consorte fotosintético, mediante penetración de las hifas en sus células. Un líquen es morfológica y fisiológicamente distinto de ambos organismos por separado. La capacidad de un líquen para sobrevivir en condiciones ambientales adversas está relacionada con su capacidad de secarse y permanecer en estado de latencia.

La división Basidiomycota, cuyos miembros reciben el nombre de basidiomicetes, comprende muchos de los hongos más grandes y más conspicuos. También es la más conocida, ya que incluye a las setas, a los bejines o cuescos de lobo, y a litopatógenos de gran importancia. Su característica distintiva es la producción de basidios. Al igual que los ascos, los basidios se forman en los extremos de hifas dicarióticas y en su interior tiene lugar la meiosis. Típicamente se forman cuatro basidiósporos, que son la principal estructura reproductiva de los basidiomicetes. Las basidiósporas difieren de las ascósporas en que se forman en la parte externa del basidio.

En las clases Hymenomycetes y Gasteromycetes, los basidios están en unos cuerpos productores de esporas bastante complejos, llamados basidiocarpos. En Hymenomycetes los basidios están situados externamente, a menudo revistiendo láminas y a veces revistiendo poros; mientras que en Gasteromycetes se sitúan internamente, por lo menos durante parte de su desarrollo. Los miembros de la clase Teliomycetes, las royas y los carbones, no forman basidiocarpos; tienen los basidios septados, al igual que los hongos gelatinosos (clase Hymenomycetes). Los Hymenomycetes no gelatinosos y los Gasteromycetes tienen los basidios no septados.

Las micorrizas –asociaciones simbióticas entre hongos y raíces vegetales– caracterizan a casi todas las familias de plantas vasculares. Uno de los dos tipos principales de micorrizas, las endoectomicorrizas, en las cuales el hongo es un zigomicete, se da en un 80 % del total de las plantas vasculares. En estas asociaciones, el hongo penetra en las células corticales de la planta huésped. En el segundo tipo mayoritario, las ectomicorrizas, el hongo no penetra en las células del huésped, sino que forma una capa como un fieltro por encima de las raíces. Tanto los basidiomicetes como los ascomicetes están implicados en las asociaciones ectoendomicorrícicas. Las asociaciones micorrícicas son importantes en la obtención de fósforo y probablemente de otros nutrientes por parte de la planta, así como en la obtención de carbono orgánico por parte del hongo.

BATRA, LEELA R. (Ed): *Insect-Fungus Symbiosis: Nutrition, Mutualism and Commensalism*. John Wiley and Sons, Inc., New York, 1979.

Una fascinante recopilación de artículos sobre la multitud y variedad de las interacciones entre estos abundantes y prósperos organismos.

CHRISTENSEN, CLYDE M.: *The Molds and Man: an Introduction to the Fungi*. 3 ed., University of Minnesota Press, Minneapolis, 1965.

Un texto que contiene mucha información sobre los hongos y especialmente sobre sus complejas e importantes relaciones con el hombre.

CHRISTENSEN, CLYDE M.: *Molds, Mushrooms and Mycotoxins*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 1975.

Una atractiva recopilación de algunos hongos y su importancia para el hombre; complementa el libro anterior.

COURTENAY, ROTH, and HAROLD H. BURDSALL, JR.: *A Field Guide to Mushrooms and their Relatives*. Van Nostrand Reinhold, New York, 1984.

Una magnífica guía ilustrada de cerca de 350 especies de hongos comunes en las zonas templadas de Norteamérica.

DEMAIN, ARNOLD L.: "Industrial Microbiology". *Science* 214: 987-995, 1981.

Una útil revisión sobre las perspectivas del uso cada vez más extendido de hongos y bacterias en los procesos industriales.

HALE, MASON E.: *The Biology of Lichens*. 3 ed., University Park Press, Baltimore, Md., 1983.

Un resumen claro y conciso de todos los aspectos de la morfología, fisiología, sistemática, ecología y aplicaciones y usos económicos de los líquenes.

HARLEY, J.L. and S.E. SMITH: *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, New York, 1983.

El tratado básico sobre este tema: una referencia indispensable.

LARGE, E.C.: *The Advance of the Fungi*. Dover Publications, Inc., New York, 1962.

Un texto fascinante y popular sobre las historias interrelacionadas de los hongos y de la humanidad, publicado por primera vez en 1940.

LAWREY, J.D.: *Biology of Lichenized Fungi*. Praeger Scientific, New York, 1984.

Un excelente texto actualizado sobre la biología de los líquenes.

"Microbes for Hire": *Science* 85, Julio-Agosto 1985.

Una serie de artículos de fácil comprensión sobre el uso industrial actual y potencial de los microorganismos, incluyendo a las levaduras y a otros hongos.

MILLER, ORSON K., JR.: *Mushrooms of North America*. E. P. Dutton, New York, 1977.

Una guía de campo muy bien ilustrada de las setas de las regiones templadas de Norteamérica.

MOORE-LANDECKER, E.: *Fundamentals of the Fungi*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1972.

Una visión excelente de los hongos.

PHAFF, H.J. et al.: *The Life of Yeast*. 2 ed., Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1978.

Un buen texto sobre las propiedades y los usos de las levaduras.

CAPÍTULO 14

nista de su biología.

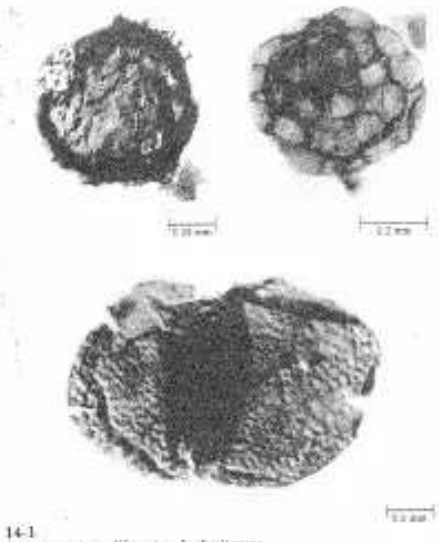
SCAGEL, R.F., et al.: *Nonvascular Plants: An Evolutionary Survey*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1982.
Se tratan todos los grupos que se incluyen en nuestro libro, exceptuando las plantas vasculares. Los hongos están profusamente ilustrados.

STROBEL, GARY A., and GERALD N. LANIER: "Dutch Elm Disease", *Scientific American* 245 (2): 56-66, Agosto 1981.

397, 1983.
Una concisa revisión de las levaduras como modelos para la investigación del metabolismo, la genética y el desarrollo de las células eucarióticas.

WEBB, A. DINSMOOR: "The Science of Making Wine", *American Scientist* 72: 360-367, 1984.
Un texto fascinante sobre cómo esta antigua práctica se ha convertido en una ciencia moderna.

Protistas unicelulares, mohos acuáticos, mohos mucilaginosos, quitridiomicetes y algas unicelulares



14-1
Estos tres tipos diferentes de Acritarcos vivieron hace unos 700 millones de años en lo que hoy es el Gran Cañón de la región de Arizona. Los Acritarcos, que ya aparecen en el registro fósil de hace unos 1500 millones de años, fueron los primeros eucariotas y durante centenares de millones de años fueron los únicos eucariotas. Los Acritarcos, que fueron muy diversos, eran aparentemente organismos autótrofos planctónicos; algunos de los más recientes parecen estar directamente relacionados con las algas verdes.

Los eucariotas aparecen en el registro fósil de hace unos 1500 millones de años (Figura 14-1); por aquel entonces las bacterias ya existían desde hacía unos 2000 millones de años. Durante centenares de millones de años todos los eucariotas fueron unicelulares. El primer registro fósil de eucariotas pluricelulares está datado en 630 millones de años, aunque algunas galerías hechas por gusanos, datadas en 700 millones de años, indican que los organismos pluricelulares habían aparecido antes. Al menos durante 800 millones de años los únicos eucariotas que existieron pertenecían a lo que actualmente llamamos Reino Protista.

A partir de los eucariotas unicelulares ancestrales se han originado numerosas líneas evolutivas de organismos pluricelulares y en casi todas las divisiones de protistas encontramos algún representante pluricelular. Cuatro de estos grupos total o parcialmente pluricelulares son fotosintéticos. Entre ellos, los vegetales, que derivan de algas verdes unicelulares, son tan diferentes que se tratan como un Reino separado (el Reino Plantae); se tratarán en los Capítulos 16, 17 y 18. Los tres grupos restantes –las algas verdes, pardas y rojas– que no están directamente relacionados, se sitúan en divisiones separadas del Reino Protista; se tratarán en el Capítulo 15. En este capítulo describiremos las siete divisiones de protistas que en el pasado se habían tratado como vegetales o como hongos: los mohos acuáticos, los mohos mucilaginosos, los quitridiomicetes y las algas unicelulares. Los grupos de protistas que tradicionalmente se han considerado protozoos (como los ciliados y las amebas), no serán tratados en este texto puesto que normalmente no son objeto de estudio de los botánicos.

De las siete divisiones de protistas que se tratan en este capítulo, cuatro corresponden a organismos heterótrofos. Tradicionalmente han sido estudiadas por los *micólogos*, o estudiosos de los hongos. Actualmente la mayoría de los científicos interpretan que las evidencias disponibles actualmente indican que no existe relación directa entre los hongos y estos protistas heterótrofos. A pesar de todo, se siguen describiendo con la misma terminología que los hongos. Por ejemplo, estos organismos reciben el nombre de "mohos", un término tradicional para designar algunos hongos. Sus filamen-

tos reciben el nombre de *hifas* y una masa de hifas recibe el nombre de *micelio*, como en los hongos.

Las tres divisiones restantes de este capítulo, junto a las tres divisiones que se describen en el capítulo siguiente, constan principalmente de organismos fotoye algas, así como cianobacterias, que también contribuyen de manera importante a la producción primaria que se da en las aguas dulces y marinas.

El plancton heterótrofo –*zooplancton*– consta mayoritariamente de crustáceos diminutos, de larvas de ani-

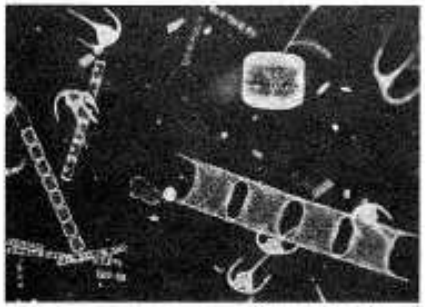
14-3
Simbiosis en algas. El organismo de la fotografía es el alga verde unicelular Chlorella, *que se describe con más detalle en el Capítulo 15. (a) Cada*

sintéticos. Son objeto de los *ficólogos*, o estudiosos de las algas.

Es importante remarcar que hay muy pocas evidencias que indiquen la existencia de relaciones directas entre algunas de las diez divisiones del Reino Protista que se tratan en este libro. Cada una se considera una línea evolutiva diferente dentro de los eucariotas. Solamente las une la estructura eucariótica básica y la carencia de los rasgos distintivos de los vegetales, de los animales o de los hongos.

ECOLOGÍA DE LOS PROTISTAS UNICELULARES

En todos los hábitats acuáticos encontramos pequeñas células fotosintéticas y diminutos animales en suspensión formando el *plancton* (de la palabra griega que significa "errante"). Las algas planctónicas y las cianobacterias, o *fitoplancton*, son el principio de la cadena alimentaria para la mayoría de los organismos heterótrofos que viven en las aguas profundas del océano o en los hábitats de agua dulce. Normalmente el fitoplancton está compuesto de células únicas –algunas son de apariencia bastante simple, mientras que otras tienen formas intrincadas o singulares y a veces se unen formando colonias o filamentos (Figura 14-2)–. Los miembros más pequeños del fitoplancton –*nanoplancton*– son tan pequeños que normalmente atraviesan la red de las mangas de plancton, que tienen una retícula de 40 a 76 micrómetros. El nanoplancton incluye



14-2
Fitoplancton. Los organismos que aparecen en la fotografía son dinoflagelados y diatomeas unicelulares y filamentosas.

males de muy diferentes filums, de muchos protistas heterótrofos y de bacterias. En el mar, los peces pequeños y también algunos peces grandes, así como la mayoría de las grandes ballenas, se alimentan de fitoplancton y de zooplancton; los peces aún más grandes se alimentan a su vez de estos peces pequeños. De este modo, "la gran pradera marina", como a menudo se denomina al fitoplancton (comparándolo a una pradera terrestre), actúa como fuente de nutrientes para los organismos heterótrofos.

De las cuatro divisiones heterótrofas que se tratan en este capítulo, dos constan primariamente de organismos acuáticos: la división Oomycota, los mohos acuáticos, y la división Chytridiomycota, los quitridiomicetes. Las dos divisiones restantes –la división Acrasiomycota, los mohos mucilaginosos celulares, y la división Myxomycota, los mohos mucilaginosos plasmodiales– son principalmente terrestres. Los mohos acuáticos y los quitridiomicetes tienen esporas nadadoras; son parásitos o saprófitos, consumen materia orgánica procedente de otros organismos. Los mohos mucilaginosos celulares y los plasmodiales, en cambio, se alimentan activamente de bacterias y de pequeñas porciones de restos orgánicos. De los organismos que se tratan en este libro, éstos son los que más se parecen a los animales.

LA SIMBIOSIS Y EL ORIGEN DE LOS CLOROPLASTOS

Todos los organismos que producen oxígeno durante la fotosíntesis –las cianobacterias, las algas eucarióticas, y los vegetales– tienen clorofila *a* implicada en el proceso. La clorofila *a* se encuentra en los cloroplastos de todos estos organismos, excepto en las cianobacterias que carecen de ellos. Las similitudes de estos cloroplastos sugieren un origen común, pero los diferentes grupos de autótrofos son tan diferentes en otros aspectos que en realidad no pueden haber tenido un origen común. Las semejanzas bioquímicas y estructurales de sus cloroplastos están relacionados con el origen de estos orgánulos.

Basándose en las estrechas similitudes estructurales y bioquímicas que existen entre ciertos grupos de bacterias y los cloroplastos (tratadas en el Capítulo 2), la gran mayoría de los científicos aceptan que los cloroplastos se originaron como resultado de una serie de sucesos independientes en los que estuvieron implicados diferentes grupos de bacterias fotosintéticas.

La facilidad y la frecuencia con que se dan tales relaciones simbióticas puede apreciarse en la gran variedad de dichas relaciones que existen actualmente. Entre los ejemplos actuales podemos citar la simbiosis de algas con invertebrados, con hongos (mayoritariamente formando líquenes), con otras algas, con verte-

(b) Fotografía electrónica de una Vorticella que contiene células de Chlorella. Cada célula algal está situada en una vacuola separada rodeada por una única membrana. El protozoo ofrece protección y refugio a las algas, mientras que probablemente las algas producen hidratos de carbono que nutren a la célula huésped.

(a) (b)

brados, con briófitos y con diferentes tipos de plantas vasculares (en las que las algas crecen en las cavidades de tallos, pecíolos y hojas). Entre los invertebrados, por ejemplo, más de 150 géneros pertenecientes a ocho filums diferentes tienen algas simbiontes creciendo en el interior de sus células (Figura 14-3). Los dinoflagelados simbióticos (protista fotosintéticos) son los principales responsables de la productividad de los arrecifes de coral y otras asociaciones simbióticas que tienen una importancia ecológica similar.

Tradicionalmente los protistas fotosintéticos se habían relacionado entre ellos; sólo recientemente se comprendió que habían adquirido de forma casi independiente la capacidad de manufacturar su alimento. De este modo, los eucariotas autótrofos que no son vegetales se habían agrupado tradicionalmente como "algas"; los heterótrofos filamentosos como "hongos"; y los heterótrofos no filamentosos como "protozoos". Sin embargo, los miembros de estos grupos informales no están necesariamente relacionados; por ejemplo, algunas algas están más estrechamente relacionadas con algunos protozoos que con otras algas, y viceversa.

Por ejemplo, los euglenófitos (organismos que se tratarán en este capítulo) comprenden a unos 40 géneros de organismos acuáticos unicelulares caracterizados, entre otras cosas, por una cubierta flexible y rica en proteína llamada película. Aproximadamente un tercio de los géneros de euglenófitos tienen cloroplastos, y por esta razón a menudo se han considerado "algas", o incluso vegetales. Sin embargo, excepto por la posesión de cloroplastos, los euglenófitos son virtualmente idénticos a algunos zoomastigotas (filum Zoomastigina), un gran grupo muy diversificado de protozoos. Bioquímicamente los cloroplastos de los euglenófitos recuerdan a los de las algas verdes, aunque por otra parte difieren en muchos otros aspectos. Esta similitud puede indicar que los euglenófitos y las algas verdes ancestrales adquirieron una bacteria simbionte (posiblemente similar a *Prochlorons*) (ver Figuras 11-2, página 166, y 11-17, página 176), como resultado de sucesos simbióticos independientes. De este modo, aunque las algas verdes y los euglenófitos tienen cloroplastos similares, deben considerarse grupos lejanamente relacionados y, por lo tanto, diferentes divisiones del Reino Protista.

Una sugerencia alternativa (que si llegara a confirmarse no cambiaría nuestra evaluación de sus relaciones) es que los euglenófitos pueden haber adquirido los cloroplastos de algas verdes mediante la ingestión de células algales completas. Una vez que dichas células fueron ingeridas se habrían ido perdiendo otros elementos de las algas verdes simbiontes, de manera que sólo quedarían el cloroplasto y la membrana plasmática. Esta relación podría explicar por qué los cloroplastos de los euglenófitos están rodeados por tres membranas, y los de las algas verdes por dos, aún cuando son tan similares en otros aspectos.

CARACTERÍSTICAS DE LAS DIVISIONES

En este capítulo se consideran cuatro divisiones de heterótrofos y tres divisiones de autótrofos. Consideraremos primero a los heterótrofos, que comprenden grupos muy diversos. Entre ellos, los Chytridiomycota (quitridiomicetes) y los Oomycota (oomicetes) tienen hifas cenocíticas plurinucleadas y no divididas, que en algunos pueden ser muy extensas y ramificadas. Los Oomycetes producen esporas asexuales móviles –zoósporas– con dos flagelos, uno liso y uno barbulado (ver Figura 2-26, página 31), mientras que las zoósporas de los quitridiomicetes tienen sólo un único flagelo liso posterior. Los Myxomycota pasan la mayoría de su etapa no reproductiva como una masa fluida de citoplasma. Los Acrasiomycota son organismos ameboides que no forman células flageladas en ninguna fase de su ciclo vital. La Tabla 14-1 resume los principales rasgos

de estas divisiones y también los de las divisiones autótrofas.

Las divisiones autótrofas de protistas también difieren ampliamente en lo que se refiere a la naturaleza de sus flagelos (cuando los tienen) y a las características

cetes la reproducción sexual es oógama e implica la existencia de un *oogonio*, que contiene algunas ovocélulas, y de un *anteridio*, que contiene un gran número de núcleos masculinos (Figura 14-4). La singamia acaba con la formación de un zigoto de pared gruesa, la

Tabla 14-1. *Resumen comparativo de las características de diez divisiones de Protista*

DIVISIÓN	NÚMERO ESPECIES	PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS	HIDRATO DE CARBONO DE RESERVA	FLAGELOS	COMPONENTE DE LA PARED CELULAR	HÁBITAT

bioquímicas como la pigmentación, el compuesto de reserva alimenticia y los componentes de la pared celular. En la Tabla 14-1 están representadas las características de todas las divisiones de protistas, incluidos los que se tratan en el Capítulo 15. Los nombres de algunas divisiones de algas derivan de los colores de sus pigmentos accesorios predominantes, que enmascaran el color verde característico de las clorofilas. Los pigmentos accesorios contribuyen a la captación de energía lumínica durante la fotosíntesis, principalmente en el fotosistema II. Entre estos organismos existe una gran diversidad de productos de reserva alimenticia; la mayoría tienen hidratos de carbono de reserva característicos, y además suelen tener lípidos. El hecho de que algunos géneros de crisófitos, dinoflagelados y euglenófitos ingieran normalmente partículas sólidas de alimento, al igual que los miembros de muchas divisiones que no han adquirido cloroplastos simbióticamente durante la evolución refleja la existencia de un antepasado heterótrofo.

Mediante la fotosíntesis los diferentes grupos de protistas acumulan una gran variedad de hidratos de carbono y de lípidos. En las algas verdes el almidón se acumula dentro de los cloroplastos (como en los vegetales que descienden de las algas verdes); en los miembros de las divisiones restantes las reservas de alimentos se acumulan en el citoplasma, fuera de los cloroplastos. El almidón es la sustancia de reserva de las algas rojas y de los dinoflagelados; en las algas pardas, el producto de reserva es otro polisacárido glucosado, la *laminarina*, que tiene enlaces diferentes entre las unidades de glucosa. En las otras divisiones que contienen clorofila *c*, el producto mayoritario de reserva es la *crisolaminarina*, una molécula formada de laminarinas altamente polimerizadas. Muchas algas pardas también almacenan manitol, un alcohol derivado del azúcar manosa. Los euglenófitos sintetizan paramilo, un polisacárido de configuración helicoidal, y a este respecto difieren claramente de todas las demás divisiones.

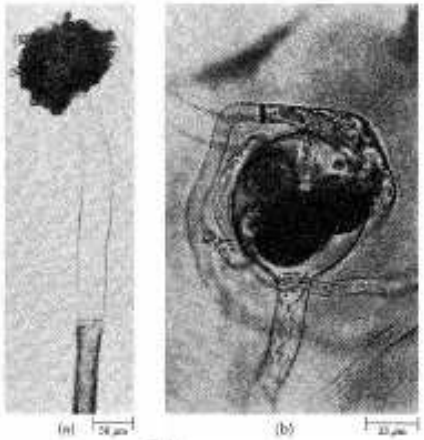
DIVISIÓN OOMYCOTA

La división Oomycota, con alrededor de 475 especies, es un grupo muy característico cuyos miembros reciben comúnmente el nombre de oomicetes. Las paredes celulares de estos organismos están mayoritariamente compuestas de celulosa o de polímeros semejantes a la celulosa, y por lo tanto difieren marcadamente de las paredes celulares de los hongos. Los cromosomas de los oomicetes recuerdan a los de muchos organismos eucariotas y son muy diferentes de los cromosomas condensados de los hongos. Los procesos de mitosis y meiosis son semejantes a los de otros eucariotas; hay presencia de centriolos. Los organismos de esta división presentan desde formas unicelulares a formas cenocíticas filamentosas muy ramificadas.

La mayoría de especies de oomicetes pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente. En los oomicetos, que actúa como espora de resistencia; la oóspora es la estructura que da nombre a la división. Como se ha mencionado anteriormente, en los oomicetes la reproducción asexual se realiza mediante zoósporas móviles que, como los espermatozoides móviles, tienen dos flagelos: uno liso y uno barbulado.

Un amplio grupo de la división Oomycota es acuático. Los miembros de este grupo –los llamados mohos acuáticos– son abundantes en agua dulce, de donde se aislan fácilmente. La mayoría son saprófitos, pero unos pocos son parásitos que incluyen las especies que causan enfermedades a peces y a huevos de peces.

En algunos mohos acuáticos, como *Saprolegnia* (Figura 14-5), la reproducción sexual se puede dar entre los órganos sexuales masculino y femenino del mismo individuo; en otras palabras, estos mohos acuáticos son *homotálicos*. Otros mohos acuáticos, como algunas especies de *Achlya* (Figura 14-4), son *heterotálicos*: los órganos sexuales masculino y femenino están situados en individuos diferentes o, si están en el mismo individuo, éste es genéticamente incapaz de fertilizarse a sí



14-4
Achlya ambisexualis, un moho acuático que se reproduce tanto sexualmente como asexualmente. (a) *Esporangio maduro con zoósporas encistadas alrededor de la apertura, una característica distintiva de Achlya.* (b) *Órganos sexuales mostrando los tubos de fertilización que se extienden desde el anteridio hasta la oocélula, atravesando la pared celular del oogonio.*

Oomycota (mohos acuáticos)	475	Ninguno	Glucógeno	2, 1 barbulado, 1 liso; sólo en células reproductoras	Celulosa	Acuáticos o necesitan agua
Chytridiomycota (quitridiomicetes)	750	Ninguno	Glucógeno	1, posterior, liso; sólo en células reproductoras	Quitina, otros polímeros	Acuáticos
Acrasiomycota (mohos mucilaginosos celulares)	70	Ninguno	Glucógeno	Ninguno (ameboides)	Ninguno	Terrestres
Myxomycota (mohos mucilaginosos plasmodiales)	450	Ninguno	Glucógeno	2, lisos; sólo en células reproductoras	Ninguno	Terrestres
Chrysophyta (crisófitos y diatomeas)	6650	Clorofila *a*, clorofila *c*, carotinoides, incluida fucoxantina	Crisolaminarina	Ninguno o 1 o 2, apicales, lisos o barbulados, iguales o desiguales	Ninguno, o celulosa, con placas de sílice en algunos; sílice en diatomeas	Marinos y de agua dulce
Pyrrhophyta (dinoflagelados)	1100	Clorofila *a*, clorofila *c*, carotinoides, incluida peridinina	Almidón	Ninguno o dos laterales, barbulados	Celulosa, otras sustancias	Marinos y de agua dulce
*Phaeophyta (algas pardas)	1500	Clorofila *a*, clorofila *c*, carotinoides, incluida fucoxantina	Laminarina, manitol	2, laterales, uno barbulado hacia delante, uno liso hacia atrás; sólo en células reproductoras	Matriz de celulosa con ácidos álgínicos (polisacáridos)	Casi todos marinos, abundantes en oceanos de aguas frías
*Rhodophyta (algas rojas)	4000	Clorofila *a*, carotinoides, ficobilinas	Almidón	Ninguno	Celulosa, sustancias pépticas, en muchos carbonato de calcio	Marinos, algunos de agua dulce, muchas especies tropicales
Chlorophyta (algas verdes)	7000	Clorofila *a*, clorofila *b*, carotinoides	Almidón	Ninguno o 2 (o más) apicales o laterales; iguales; lisos	Polisacáridos, en algunos casos celulosa	Mayoritariamente en agua dulce, pero algunos marinos
Euglenophyta (euglenófitos)	800	Clorofila *a*, clorofila *c*, carotinoides	Paramilo	1 (o hasta 3), apical, barbulado (con una banda de pelos)	No tienen pared celular; tienen una película proteica	Mayoritariamente de agua dulce

*Divisiones que contienen mayoritariamente o enteramente de organismos pluricelulares; se tratan en el Capítulo 15.

mismo. Tanto *Saprolegnia* como *Achlya* pueden reproducirse sexual y asexualmente.

Otro grupo de oomicetes es principalmente terrestre. Sin embargo estos organismos siguen formando zoósporas móviles cuando disponen de agua. Dentro de este grupo –el de los *Peronosporales*– hay bastantes formas importantes económicamente. Como ha dicho C.J. Alexopoulos, "Por lo menos dos de ellas han teni-

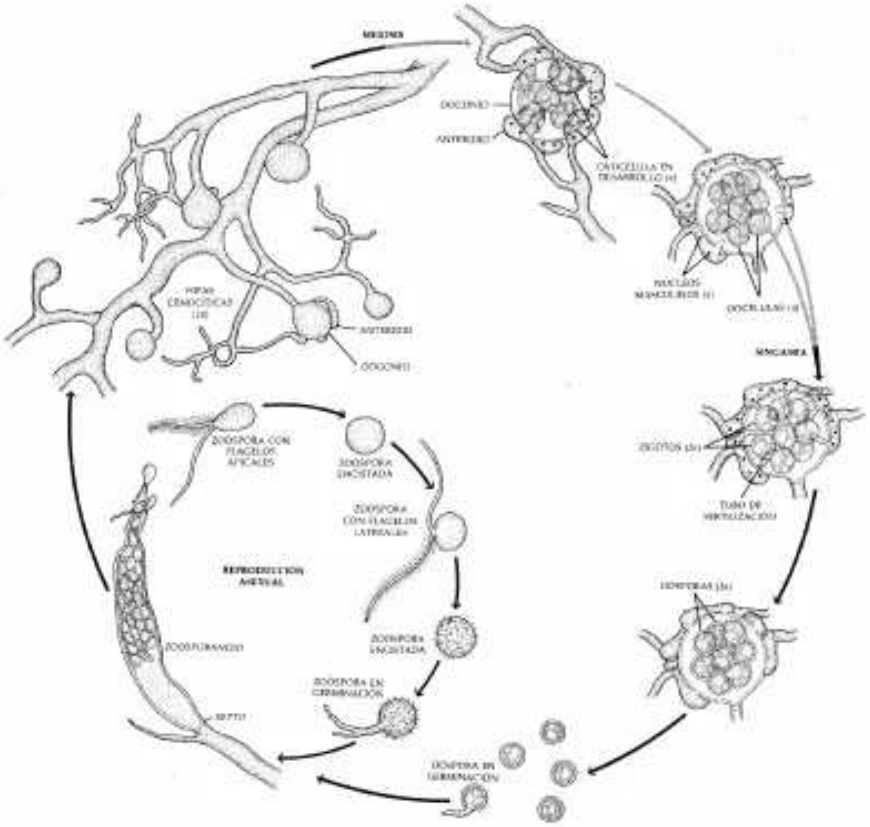
14-5
Ciclo vital de Saprolegnia, *un oomicete. El micelio de este moho acuático es diploide. La reproducción es principalmente asexual. Del oogonio y los anteridios se forman en la misma hifa. La meiosis se da dentro de estas estructuras. Los oogonios son células grandes en cuyo interior se*

núcleos masculinos viajan por el tubo de fertilización hasta el núcleo femenino y se fusionan con él, inmediatamente después de cada fusión

CONTROL HORMONAL DE LA SEXUALIDAD EN UN MOHO ACUÁTICO

zoosporangio se liberan zoosporas biflageladas que nadan durante cierto tiempo y luego se encistan. Finalmente cada cisto da lugar a una zoóspora secundaria, que a su vez se encista y luego germina para producir un nuevo micelio.

Durante la reproducción sexual, los anteridios producen un determinado número de oroceélulas. Los anteridios se desarrollan a partir de los ápices de otros filamentos del mismo individuo, y producen numerosos núcleos masculinos. Los anteridios crecen hacia el oogonio y desarrollan tubos de fertilización que penetran en él. Los núcleos masculinos se forma un zigoto de pared gruesa –la oóspora–. En el momento de la germinación, la oóspora desarrolla una hifa que, a su vez, producirá un esporangio, empezando así un nuevo ciclo.

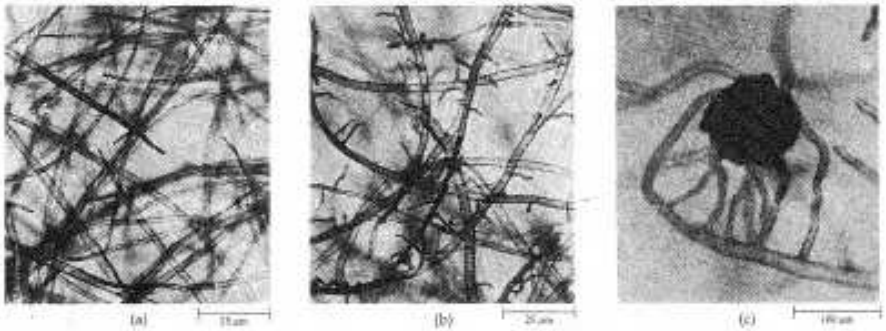


cates y otros cultivos susceptibles va dirigida a la producción de cepas resistentes a este oomicete.

La especie de *Phytophthora* mejor conocida, sin embargo, es *Phytophthora infestans* (Figura 14-6), causante del mildiu de la patata que un latinoamérica también se

Asexual anteridio es un mono acuático heterotálico; produce los órganos sexuales masculinos y femeninos en individuos diferentes. John R. Raper de la Universidad de Harvard estudió el control hormonal de la sexualidad en este organismo. Las hifas femeninas secretan una sustancia que induce el desarrollo inicial de los anteridios en las hifas del organismo masculino. (a) Aspecto de las hifas indiferenciadas antes de la adición de esta sustancia –caracterizada y llamada anteridiol por Alma Barksdale del Jardín Botánico de New York–. (b) Ramas anteridiales producidas dos horas después de la adición de anteridiol cristalizado. (c) Ramas anteridiales creciendo hacia la partícula de plástico que contiene el anteridiol.

Después de la aparición de anteridios en desarrollo, el organismo masculino secreta una hormona propia, llamada oogoniol, que induce la formación de oogonios en las hifas del organismo femenino. Cuando aparecen los oogonios jóvenes las hifas anteridiales son atraídas hacia ellos, y entonces se desarrollan los anteridios maduros característicos. Raper atribuyó esta última respuesta a una sustancia que él denominó "hormona C", presumiblemente secretada por el organismo femenino, pero hallazgos posteriores sugieren que el anteridiol induce esta reacción de desarrollo. Después de la formación de anteridios hay una respuesta de diferenciación en los oogonios, presumiblemente inducida hormonalmente, que acaba con la maduración de los oogonios y de sus gametos femeninos (oroceélulas). Así pues, aunque se trate de protistas, la reproducción sexual puede implicar toda una serie de procesos muy coordinados, que están controlados hormonalmente.



do en sus manos, o mejor dicho, ¡en sus hifas!, el poder de configurar la historia económica de gran parte de la humanidad".

Una de ellas es *Plasmopara viticola*, causante del mildiu de la vid. El mildiu de la vid fue introducido accidentalmente en Francia a finales de la década de 1870 a través de cepas americanas que habían sido importadas por su resistencia a otras enfermedades. El mildiu destruyó rápidamente la industria vitivinícola francesa. Al final fue posible controlarlo combinando la buena suerte y una hábil observación. Los propietarios de las vides de las proximidades de Medoc acostumbraban a rociar las vides que estaban junto al camino con una desagradable mezcla de sulfato de cobre y cal, con el fin de evitar que los caminantes cogieran uvas. Un profesor de la Universidad de Bordeaux que estaba estudiando el problema del mildiu observó que estas plantas no tenían los síntomas de la enfermedad. Después de preguntar al propietario del viñedo, el profesor preparó su propia mezcla de sustancias químicas –el caldo bordelés– que en 1882 ya se empleó como fungicida generalizado. El caldo bordelés fue el primer fungicida que se utilizó para controlar las enfermedades de las plantas.

Otro miembro económicamente importante de este grupo es el género *Phytophthora* (que significa "destructor de las plantas"). *Phytophthora*, con unas 35 especies, es un patógeno vegetal particularmente importante que causa la destrucción total de muchos cultivos, incluyendo los de cacao, piña, tomate, caucho, papaya, cebolla, fresa, manzana, soja, tabaco y cítricos. Uno de los miembros más comunes de este género, *Phytophthora cinnamomi*, que vive en el suelo, en los últimos años ha matado o dejado improductivos a millones de aguacateros en el Sur de California. En Australia también ha destruido decenas de miles de productivas plantaciones de eucaliptus. Las plantas atraen a las zoosporas de *P. cinnamomi* mediante productos químicos exudados por las raíces. Este oomicete también produce esporas de resistencia que le permiten sobrevivir durante más de seis años en suelo húmedo. Actualmente la lucha contra esta enfermedad en agua-

lares; otras especies viven como saprófitas sobre sustratos como insectos muertos.

Un quitridiomicete, el género *Coelomomyces*, es parásito obligado de las larvas de mosquito y de otros dípteros. Tiene un ciclo vital comparable al de las

Otros quitridiomicetes tienen una estructura y una reproducción mucho más complejas. Consideremos, por ejemplo, el ciclo vital del género *Allomyces*. Algunas especies tienen una alternación de generaciones isomórfica comparable a la que se muestra en la Figu-

conoce con el nombre de "tizón tardío de la papa". Esta especie provocó en 1846-1847 una gran hambre en Irlanda. La población de Irlanda, que era de 4,5 millones de personas en 1800 y de unos 8,5 millones en 1845, disminuyó a 6,5 millones de personas en 1851. De estos dos millones unas 800 000 personas murieron de hambre, mientras que el resto emigró, mayoritariamente a los Estados Unidos. La cosecha de patata se destruyó virtualmente en una sola semana del verano de 1846. Fue un verdadero desastre para los campesinos irlandeses, que dependían casi enteramente de la cosecha de patata para su alimentación. Cada adulto consumía entre cuatro y seis kilos de patata por día. Necesitaban comer estas grandes cantidades para obtener las proteínas suficientes para mantenerse.

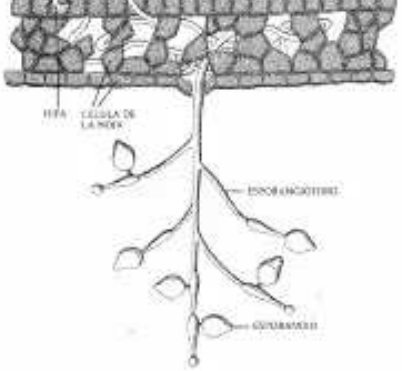
Otro miembro de esta división, el moho azul *(Peronospora hyoscyami)*, devastó en 1979 los cultivos de tabaco de los Estados Unidos y del Canadá, causando unas pérdidas estimadas en 250 millones de dólares. El moho azul se dispersa mediante esporas plurinucleadas transportadas por el aire. Teniendo en cuenta que la variabilidad genética de la mayor parte de estos cultivos está decreciendo, en el futuro las epidemias como éstas serán cada vez más abundantes; este problema se considerará en el Capítulo 30.

DIVISIÓN CHYTRIDIOMYCOTA

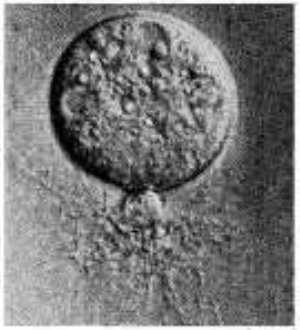
Los Chytridiomycota, o quitridiomicetes, son un grupo de protistas predominantemente acuáticos, que consta de unas 750 especies. Estos organismos son extremadamente variados en cuanto a la forma, a la naturaleza de sus interacciones sexuales, y a sus formas de vida. Tienen paredes celulares que presumiblemente están formadas mayoritariamente de quitina, aunque también contienen otros polímeros. Actualmente se sabe que sus ciclos meiótico y mitótico son iguales a los de los oomycota y que cuando son maduros todos los quitridiomicetes tienen micelio cenocítico con unos pocos septos.

La principal característica distintiva de los quitridiomicetes es que sus células móviles (zoósporas y gametos) poseen un único flagelo liso posterior. Esta única característica separa a los quitridiomicetes del resto de los protistas e indica una relación entre los diversos organismos que se agrupan dentro de esta división.

Algunos quitridiomicetes son organismos simples, unicelulares, que no desarrollan un micelio. En estos quitridiomicetes, la totalidad del organismo se transforma en una estructura reproductiva en el momento apropiado. Otros quitridiomicetes tienen finos rizoides que se extienden dentro del sustrato y les sirven de anclaje (Figura 14-7). Diversas especies de quitridiomicetes son parásitas de algas, de oomicetes acuáticos, de granos de polen, o de otras partes de las plantas vascu-



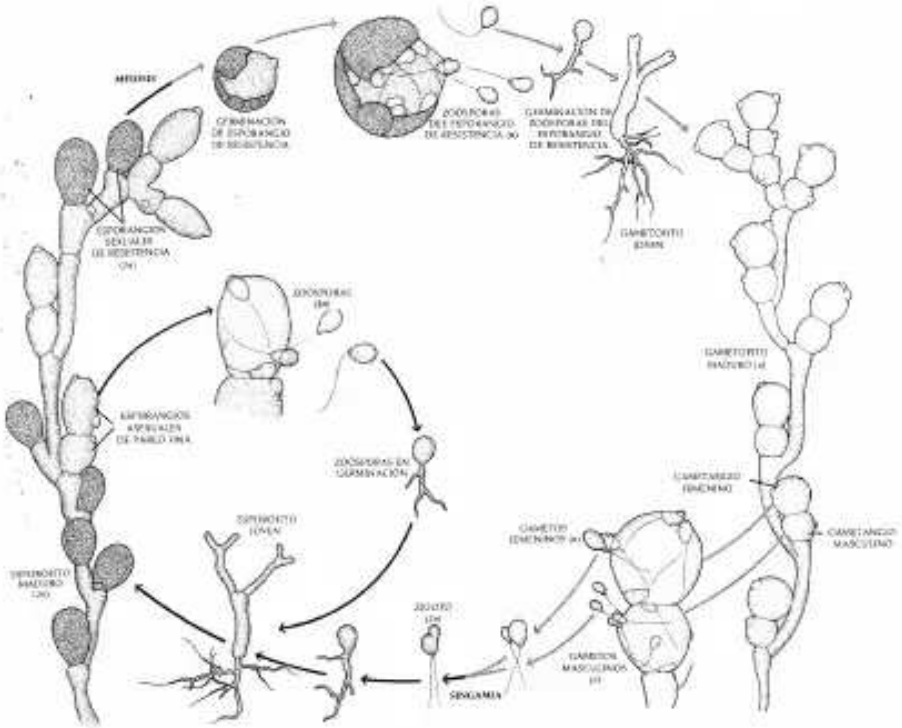
14-6
Phytophthora infestans, *causante del mildiu de la patata o tizón tardío de la papa. Las células de la hoja del vegetal están en color gris. En presencia de agua y de bajas temperaturas, el esporangio libera zoósporas que nadan hasta el lugar de germinación (como se muestra en la figura), o bien el esporangio germina directamente a través de un tubo de germinación.*



14-7
Chytridium confervae, *un quitridiomicete común, visible con la ayuda del sistema óptico de Nomarski. Nótese los tenues rizoides que se extienden hacia abajo.*

royas, con una alternación de huéspedes entre pequeños crustáceos acuáticos llamado copépodos y larvas de mosquito. *Coelomomyces* está empezando a ser investigado como un posible control biológico de los mosquitos.

ra 14-8, mientras que en otras especies la alternación de generaciones es heteromórfica, es decir, los individuos haploide y diploide no son semejantes. La alternación de generaciones es característica de los vegetales y de muchas algas, pero aparte estos grupos, sólo se



14-8
En el quitridiomicete Allomyces arbusculus, *cuyo ciclo se muestra aquí, se da una alternación de generaciones isomórficas. Los individuos haploide y diploide no se pueden distinguir hasta que no empiezan a formar órganos reproductivos. Los individuos haploides producen aproximadamente el mismo número de gametangios femeninos incoloros que de gametangios masculinos anaranjados. Los gametos masculinos, son atraídos por la sirenina, una hormona producida por los gametos femeninos. El cigoto pierde los flagelos y germina para producir un individuo diploide. Este esporófito forma dos tipos de esporangios: (1) esporangios asexuales –incoloros, estructuras de paredes finas que liberan zoósporas diploides– que a su vez germinan y reproducen la generación diploide, y (2) esporangios sexuales –estructuras de color marrón rojizo y de pared gruesa que son capaces de soportar condiciones ambientales severas. Después de un período de latencia, en este esporangio sexual de resistencia se da la meiosis, y como resultado se forman zoósporas haploides. Estas zoósporas haploides desarrollan individuos haploides que, cuando son maduros, producen gametangios.*

ha encontrado en *Allomyces*, en otros géneros de quitridiomicetes estrechamente relacionados con éste (ver Figura 10-10, página 162) y en unos pocos protistas heterótrofos no mencionados en este libro. *Allomyces* es uno de los protistas mejor conocidos en lo que se

tados en el trópico que en las regiones templadas. Los mohos mucilaginosos celulares son fáciles de aislar y de mantener en cultivo. Son instrumentos muy útiles en los estudios de diferenciación y de biología molecular (ver páginas 128 y 129).

modios en medios que no contienen estas partículas sólidas sugiere que también puede obtener el alimento por absorción directa.

El plasmodio puede crecer hasta pesar unos 20 o 30 gramos pero, puesto que son tan delgados, esta canti-

refiere a su ciclo biológico, su morfología y su fisiología; sus hormonas sexuales han sido ampliamente investigadas.

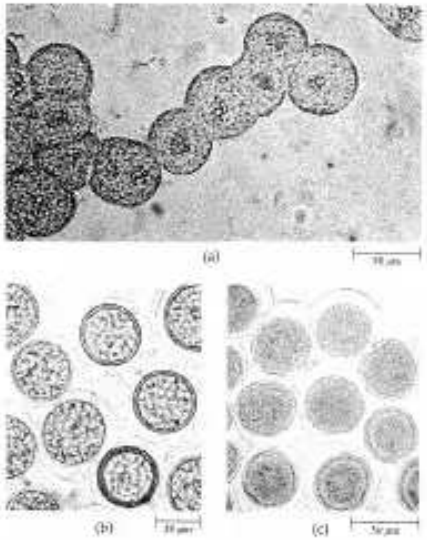
DIVISIÓN ACRASIOMYCOTA

Probablemente los mohos mucilaginosos celulares (un grupo de pocos géneros con unas 65 especies en total) están más estrechamente relacionados con las amebas (filum Rhizopoda) que con cualquier otro grupo. Contrariamente a los hongos, tienen paredes celulares ricas en celulosa y mitosis normal (en la cual se disuelve la envoltura nuclear) y tienen centriolos. En el Capítulo 8 (página 129) se describió un miembro de esta división, *Dictyostelium discoideum*, como modelo de diferenciación pluricelular. En esta especie, así como en otros miembros de la división, las amebas (mixoamebas) mantienen su individualidad aún durante la fase de agregación de su ciclo vital, cuando se unen para formar un pseudoplasmodio (Figura 14-9). Los mohos mucilaginosos celulares también son capaces de encistarse individualmente (microcistes) y sobrevivir durante cortos períodos de sequía o de escasez.

En los mohos mucilaginosos celulares es común la reproducción asexual mediante esporas asexuales. La reproducción sexual también es frecuente, e implica la existencia de unas estructuras conocidas con el nombre de macrocistes. En *Dictyostelium mucoroides*, por ejemplo, los macrocistes son estructuras pluricelulares algo comprimidas, entre circulares y elipsoidales, que miden de 25 a 50 micrómetros de diámetro (Figura 14-10). Durante la formación de los macrocistes, en primer lugar se fusionan pares de amebas haploides, formando zigotos; seguidamente estos zigotos atraen y engullen amebas cercanas. Los macrocistes están formados por agregaciones de amebas más pequeñas que las que constituyen los pseudoplasmodios. Estas estructuras tienen además una forma redondeada en lugar de elipsoidal. Las amebas segregan una fina membrana que rodea a cada macrociste. Después, por fuera de cada grupo rodeado de membrana, se forma una pared celular dura y rica en celulosa. Dentro del macrociste, el zigoto –la única célula diploide de todo el ciclo vital– sufre meiosis y algunas divisiones mitóticas antes de la germinación. De esta manera se obtienen nuevas amebas haploides.

Los mohos mucilaginosos celulares se habían considerado raras curiosidades durante mucho tiempo. Pero en 1933 Kenneth B. Raper descubrió a *Dictyostelium discoideum*, y la subsiguiente investigación sobre este organismo llevó a centrar gran parte de la atención científica en los mohos mucilaginosos celulares. Actualmente se sabe que son habitantes normales de los suelos húmedos y especialmente comunes en el mantillo del bosque, donde se alimentan de bacterias. Al igual que la mayoría de grupos, están mejor represen-

14-9
Dictyostelium discoideum.
(a) Mixoamebas agregadas. Nótese que cada mixoameba conserva su individualidad. La flecha indica la dirección de la corriente de mixoamebas. (b) Visión menos ampliada de un gran número de mixoamebas, mostrando el patrón de agregación.



14-10
Proceso de formación de macrocistes en Dictyostelium mucoroides. *(a) Cada zigoto, o célula gigante, está empezando a engullir amebas de sus alrededores. (b) Las células gigantes han engullido todas las amebas, y cada ameba se ha rodeado de una pared de celulosa. (c) Macrocistes maduros; en este estado tienen una apariencia homogénea.*

lo tanto es probable que su formación esté controlada por sustancias químicas del interior del plasmodio. Cada protuberancia da lugar a un esporangio maduro, normalmente situado en el ápice de un pie; es frecuente que el esporangio tenga muchos ornamentos (Figu-

ca, sino también la supervivencia en condiciones adversas.

En condiciones favorables, las esporas se agrietan y el protoplasma fluye al exterior. El protoplasma puede tener forma ameboide, o bien puede desarrollar uno o

En 1982 David Waddell, de la Universidad de Princenton, descubrió los hábitos inusuales de un moho mucilaginoso depredador, *Dictyostelium caveatum*, que él obtuvo en cultivo a partir de las heces de murciélagos de la cueva Blanchard Springs, en Arkansas. Si cultivamos amebas de esta especie junto a otros mohos mucilaginosos celulares, observaremos que forma agregados con las amebas de las otras especies y retrasa su desarrollo hasta consumirlas a todas; finalmente forma cuerpos fructíferos que sólo constan de células de su propia especie.

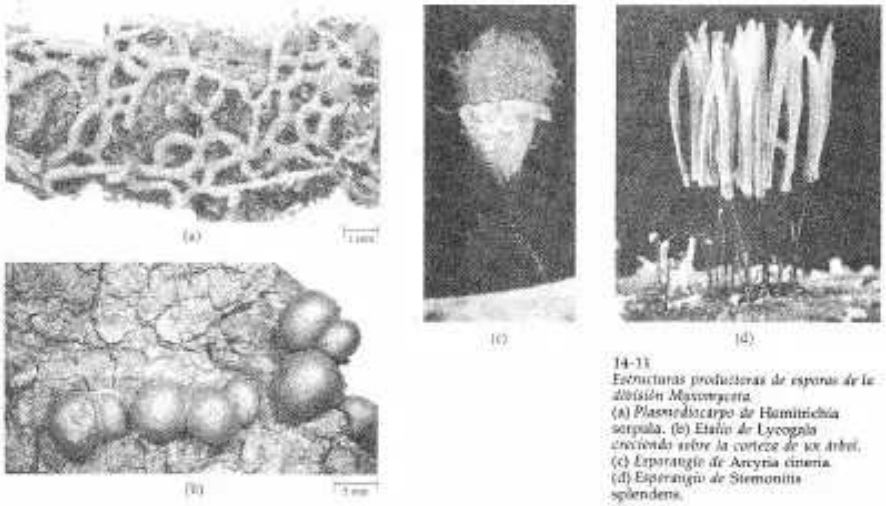
DIVISIÓN MYXOMYCOTA

Esta división comprende a los mohos mucilaginosos plasmodiales, o mixomicetes, un grupo de unas 450 especies que no parecen estar directamente relacionadas con los mohos mucilaginosos celulares o con cualquier otro grupo. Cuando las condiciones son apropiadas, los mohos mucilaginosos plasmodiales viven como masas delgadas y fluidas de protoplasmas que se deslizan como una ameba. Estas masas de protoplasma, que carecen de pared celular, reciben el nombre de *plasmodios*. A medida que el plasmodio se desplaza va engullendo y digiriendo bacterias, levaduras, esporas fúngicas y pequeñas partículas de materia animal o vegetal en descomposición. El éxito del cultivo de plas-

dad puede cubrir áreas de hasta varios metros cuadrados (ver Figura 10-5a, página 154). El plasmodio contiene muchos núcleos, pero no está dividido por paredes celulares. Cuando crece, los núcleos se dividen repetida y sincronizadamente; esto es, todos los núcleos del plasmodio se dividen a la vez. Tienen centriolos y la mitosis es normal, aunque los cromosomas son muy pequeños.

Normalmente el plasmodio móvil tiene forma de abanico, con unos tubos por donde fluye el citoplasma que son más gruesos en la base del abanico y que se van ramificando y haciéndose más delgados a medida que se acercan al margen del abanico. Los túbulos están compuestos de citoplasma ligeramente solidificado, a través del cual fluye rápidamente el protoplasma más licuado. La línea de avance del plasmodio consta de una fina película gelatinosa separada del sustrato sólo por la membrana plasmática y por una vaina mucilaginosa de composición desconocida.

El plasmodio crece mientras encuentre los nutrientes y la humedad apropiados. Generalmente cuando una de estas dos cosas escasea el plasmodio emigra hacia una nueva área nutritiva. Entonces se pueden ver plasmodios cruzando carreteras o prados, subiendo a los árboles, o en otros lugares igualmente inverosímiles. En muchas especies, cuando el plasmodio cesa de moverse se divide en multitud de pequeñas protuberancias que tienen un tamaño y un volumen similar, y por



14-11
Estructuras productoras de esporas de la división Myxomycota.
(a) Plasmodiocarpo de Hemitrichia serpula. *(b) Etalio de* Lycogala *creciendo sobre la corteza de un árbol. (c) Esporangio de* Arcyria cinerea. *(d) Esporangio de* Stemonitis splendens.

coideum (ver páginas 128–129). El plasmodio también se puede formar mediante fusión de gametos, que normalmente son genéticamente distintos ya que en última instancia derivan de diferentes esporas haploides.

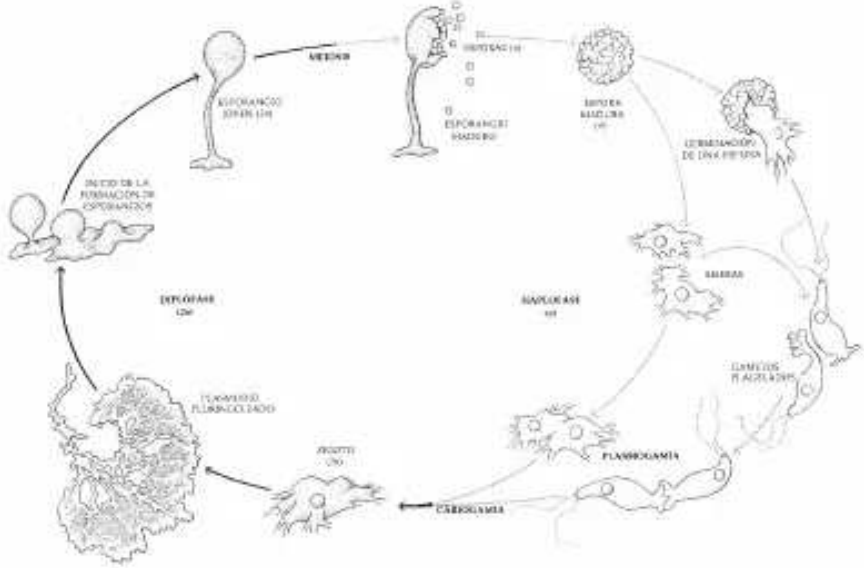
estas características, aunque una posibilidad descubierta recientemente es *Heliobacterium chlorum*, una bacteria de color marrón, anaerobia estricta y fijadora de nitrógeno, descrita en 1983 por los científicos de la

ras 14-11c y d). Después de la escisión y de la formación de pared, las esporas jóvenes sufren meiosis, y consiguientemente se forman cuatro núcleos. Después de la meiosis, tres de estos cuatro núcleos se desintegran, de manera que la espora sólo tiene un único núcleo haploide. En algunos miembros de este grupo no se producen esporangios discretos, sino que el plasmodio entero se convierte en un *plasmodiocarpo* (Figura 14-11a), que conserva la misma forma que el plasmodio, o en un *etalio* (Figura 14-11b), en el cual el plasmodio forma una gran protuberancia que, en realidad, es un único esporangio grande.

Las esporas de los mixomicetes son resistentes a las condiciones ambientales extremas; algunas germinaron después de estar en el laboratorio durante más de 60 años. Por lo tanto, en este grupo la formación de esporas no sólo hace posible la recombinación genéti-

dos flagelos lisos; los estados ameboide y flagelar son interconvertibles en un corto espacio de tiempo. Las amebas se alimentan por ingestión de bacterias y de materia orgánica; se multiplican por mitosis y por escisión. Si los nutrientes se han agotado, o si hay alguna otra condición desfavorable, una ameba puede dejar de moverse, redondearse, y secretar una pared delgada para formar un microciste. Estos microcistes pueden ser viables durante un año o más, y recuperan la actividad cuando las condiciones vuelven a ser favorables.

Después de un período de crecimiento, la población de amebas se transforma en plasmodio. Su aparición viene determinada por varios factores que incluyen la edad de las células, las condiciones ambientales, la densidad de amebas y las sustancias químicas inductoras, que juegan un papel similar al que se explicó al tratar el moho mucilaginoso celular *Dictyostelium dis-*



14-12
Ciclo vital de un mixomicete típico. En los mohos mucilaginosos plasmodiales la reproducción sexual comprende tres fases distintas: plasmogamia, cariogamia y meiosis. La plasmogamia consiste en la unión de los protoplasmas situando dos núcleos haploides dentro de la misma célula. La cariogamia es la fusión de estos dos núcleos, obteniéndose un zigoto diploide e iniciando la llamada diplofase del ciclo vital. El plasmodio es una masa de protoplasma fluido plurinucleado que puede atravesar una tela de seda o un trozo de papel de filtro sin sufrir ningún cambio. La meiosis restablece la condición haploide e inicia la haplofase del ciclo.

Estos gametos son simplemente algunas amebas o algunas células flageladas que ahora están jugando otro papel. En algunas especies y cepas, sin embargo, el plasmodio se forma directamente a partir de una sola ameba; de manera que el plasmodio es normalmente haploide, al igual que las amebas que originariamente lo han formado.

En la Figura 14-12 se resume el ciclo vital típico de un moho mucilaginoso plasmodial.

CRISÓFITOS: DIVISIÓN CHRYSOPHYTA

Los crisófitos son organismos mayoritariamente autótrofos y unicelulares; abundan en los hábitats de agua dulce y marina de todo el mundo. Tienen clorofilas *a* y *c*, pero su color está muy enmascarado (en los miembros de las clases Chrysophyceae y Bacillariophyceae) debido a la abundancia del pigmento accesorio fucoxantina, un carotinoide. El hidrato de carbono de reserva de los crisófitos es una sustancia denominada crisolaminarina, que a menudo se acumula en unos grandes gránulos situados cerca del extremo posterior de la célula. Las células de los crisófitos pueden carecer de pared celular, o en muchos miembros de la división pueden tener paredes celulares formadas principalmente por celulosa, con prominentes placas o conchas de sílice en muchos miembros de la división. Los miembros de una de las tres clases de Chrysophyta, los Xanthophyceae, tienen el pigmento vauquerioxantina, que está relacionado con la fucoxantina; los miembros de la clase Xanthophyceae son de un color verde amarillento brillante.

Los cloroplastos de los crisófitos son bioquímica y estructuralmente similares a los de las algas pardas (ver Capítulo 15) y a los de los dinoflagelados. Esto implica que los cloroplastos de estos tres grupos podrían derivar del mismo tipo de bacteria. Todavía no se ha identificado ninguna bacteria que tenga precisamente

Universidad de Indiana. Otra similitud bioquímica entre los crisófitos y las algas pardas es que, como polisacárido de reserva, ambos almacenan laminarina (o su forma más polimerizada, la crisolaminarina) fuera del cloroplasto; además, las algas pardas almacenan una sustancia diferente, el manitol. Tanto los crisófitos como las algas pardas tienen flagelos desiguales pero con una estructura similar (ver Figura 2-26, página 31). La evidencia muestra que quizá sería conveniente situar a las algas pardas y a los crisófitos en una única división.

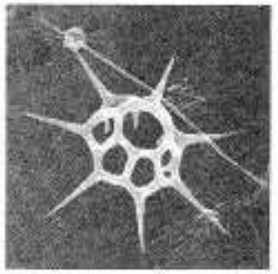
Los cloroplastos de los dinoflagelados (división Pyrrhophyta) también son bioquímica y estructuralmente similares a los de los crisófitos y algas pardas. Sin embargo, los dinoflagelados difieren de estos grupos en muchos otros aspectos y, como veremos, parece improbable que compartan el mismo antepasado inmediato. Probablemente las similitudes entre dinoflagelados y crisófitos y algas pardas provengan del hecho de que el mismo grupo de bacterias se transformó en los cloroplastos de las dos líneas evolutivas, como se ha mencionado antes, y posiblemente no hay ninguna otra relación directa entre ellos.

Las algas doradas: Clase Chrysophyceae

La clase más grande de los crisófitos –las algas doradas– consta de unas 500 especies (Figura 14-13). Hasta hace poco se creía que eran principalmente de agua dulce, pero las Chrysophyceae también contribuyen en gran manera a la productividad del plancton marino, particularmente del nanoplancton.

Muchas Chrysophyceae carecen de una pared celular bien definida, pero tienen placas de sílice o estructuras esqueléticas, ya sean superficiales o internas, a menudo muy elaboradas. La mayoría de los miembros de esta clase son organismos unicelulares flagelados (ver Figura 2-26, página 31), aunque unos pocos carecen de flagelos y algunos son ameboides. Excepto por la presencia de cloroplastos, estas células ameboides no se

14-13
Fotografías electrónicas de barrido de dos géneros de algas doradas marinas. (a) Distephanus speculum, una especie de aguas cálidas que tiene esqueleto silíceo; dentro hay un protoplasto ameboide que contiene multitud de pequeños cloroplastos. (b) Otra especie del género Cephyrocapsa, miembros extremadamente diminutos de un grupo conocido con el nombre de cocolitofóridos. Aunque este nanoplancton es bastante abundante, es tan pequeño que no se puede recoger con las mangas para plancton convencionales; además se disuelven en las soluciones fijadoras ácidas. Por eso son muy difíciles de encontrar y de estudiar.


(a)

(b)

pueden distinguir de las amebas (filum Rhizopoda); es posible que los dos grupos estén estrechamente relacionados. Unas pocas Chrysophyceae pueden ingerir perfectamente bacterias y otras partículas orgánicas. En los

miembros de este grupo una célula individual normalmente contiene uno o dos cloroplastos grandes; a menudo acumulan un gran gránulo de crisolaminarina en el extremo posterior de la célula. En la mayoría de las algas doradas la reproducción es asexual e implica la formación de zoósporas. Algunas Chrysophyceae son coloniales.

Las algas verde-amarillas: Clase Xanthophyceae

Los organismos de esta clase, que consta de unas 550 especies, son de color verde amarillento. Las algas verdes-amarillas se asemejan a las algas doradas en que muchas especies de la clase tienen clorofila c; aunque se diferencian de ellas en la carencia de pigmento fucoxantina. Las algas verde-amarillas son mayoritariamente organismos inmóviles, aunque algunos son ameboides o flageladas y los gametos son también flagelados.

Una alga filamentosa poco ramificada, *Vaucheria*, es uno de los miembros mejor conocidos de la clase. *Vaucheria* es cenocítica y se reproduce tanto asexualmente, mediante la formación de grandes zoósporas multiflageladas, como sexualmente, por oogamia (Figura 14-14). *Vaucheria* es común en hábitats marinos, salobres y de agua dulce. También se encuentra con frecuencia en lodos que alternativamente están expuestos al aire y cubiertos de agua.

Las diatomeas: Clase Bacillarophyceae

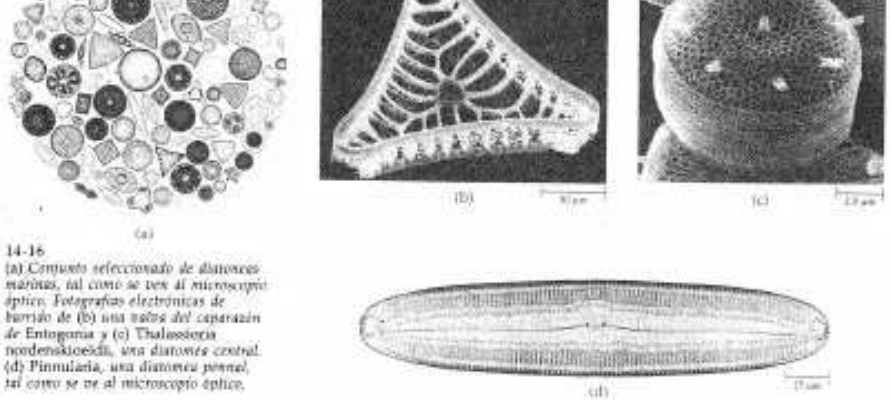
Las diatomeas son originalmente oranismos unicelulares que tienen una extraordinaria importancia como componentes del fitoplancton. Constituyen la principal fuente de alimentos de los animales acuáticos, tanto en hábitats de agua dulce como de agua marina (Figura 14-15). Se estima que en esta clase podría haber por lo menos 5600 especies vivas. Contando la gran cantidad de especies extintas, las diatomeas cuentan con, por lo menos, 40 000 especies. A menudo se encuentran muchísimas especies distintas en áreas muy pequeñas. Por ejemplo, en dos pequeñas muestras de fango oceánico procedentes de Beaufort, Carolina del Norte, se identificaron 369 especies. La mayoría de las especies de diatomeas son planctónicas, pero algunas viven o crecen sobre otras algas o plantas. Se encuentran tanto en agua dulce como en agua marina.

Las diatomeas se distinguen de otros Chrysophyta en que carecen de flagelos, excepto en algunos gametos masculinos, y en que tienen unas paredes celulares o caparazones únicos. Estos finos caparazones dobles, llamados frústulos, están compuestos de sílice opalino polimerizado ($SiO_2 \times nH_2O$); cada una de las mitades del frústulo se llaman valvas y encajan una en la otra. Los microscopistas utilizan los delicados grabados de los frústulos para probar la calidad de las lentes. El microscopio electrónico ha mostrado que los finos grabados de los frústulos de las diatomeas están formados

14-14
Vaucheria es un miembro cenocítico filamentoso de la división Chrysophyta. Vaucheria es oógama, produce oogonios y anteridios. El anteridio que se puede ver en la fotografía está vacío.

en realidad por un gran número de poros o conductos diminutos e intrincados que conectan el protoplasma interno con el ambiente exterior (Figura 14-16). Los rasgos más característicos del protoplasma interno de las diatomeas son los plastos de color marrón que

14-15
Porción de una masa planosa formada por cadenas de células de diatomeas entrelazadas correspondiente a dos especies del género Rhizosolenia. Las masas de este tipo a menudo son abundantes en aguas oceánicas pobres en nutrientes; esta masa, por ejemplo, proviene del centro del Pacífico Norte, una área precisamente de este tipo. Dentro de las vacuolas de las células de diatomeas viven grandes cantidades de bacterias fijadoras de nitrógeno. Estas asociaciones contribuyen de manera importante a la productividad primaria de las aguas pobres en nutrientes.



14-16
(a) Conjunto seleccionado de diatomeas marinas, tal como se ven al microscopio óptico. Fotografías electrónicas de barrido de (b) una valva del caparazón de Entogonia y (c) Thalassiosira nordenskioeldii, una diatomea central. (d) Pinnularia, una diatomea pennal, tal como se ve al microscopio óptico.

contienen clorofila *a*, clorofila *c* y fucoxantina. Principalmente las diatomeas se reproducen asexualmente por división celular (Figura 14-17).

Según el tipo de simetría se reconocen dos tipos de diatomeas: las *pennales*, que tienen simetría bilateral (Figura 14-16d), y las *centrales*, que tienen simetría radial (Figura 14-16c). Las diatomeas centrales son las más abundantes en aguas marinas. Cuando en las diatomeas centrales se da reproducción sexual ésta es oógama. Los gametos masculinos pueden tener un solo flagelo barbulado; son las únicas células flageladas del ciclo vital de las diatomeas. En las diatomeas pennales la reproducción sexual es isógama, y los dos tipos de gametos carecen de flagelos.

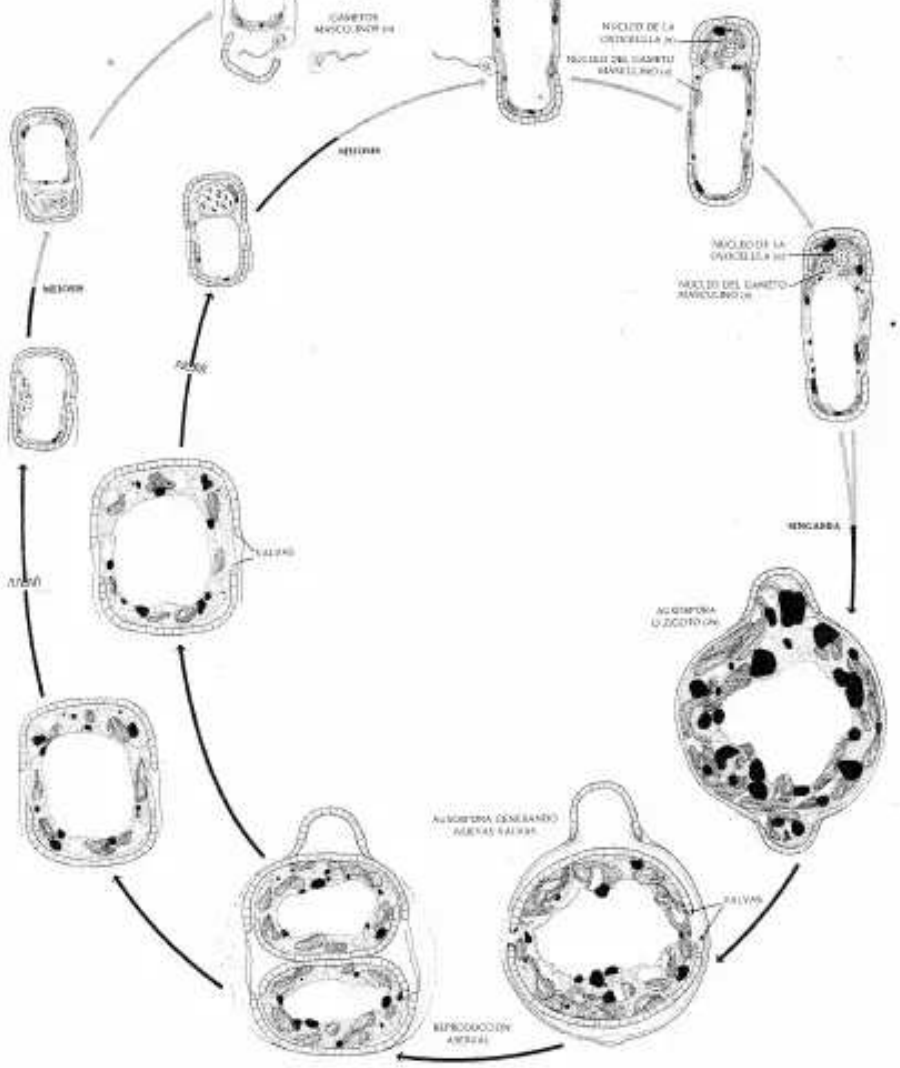
Aunque la mayor parte de las especies de diatomeas son autótrofas, muchas pueden convertirse en heterótrofas y pueden vivir mediante la absorción de carbono orgánico; esto ocurre sobre todo en las diatomeas pennales que viven en el fondo del mar, en hábitats relativamente poco profundos. Unas pocas diatomeas son heterótrofos obligados; carecen de clorofila y no son capaces de adquirir el alimento propio mediante fotosíntesis. Por otro lado, algunas diatomeas carecen de los frústulos característicos, viven simbióticamente dentro de unos grandes protozoos marinos (Foraminífera) y proveen de carbono orgánico a sus huéspedes.

A pesar de la carencia de flagelos u otros organulos de locomoción, la mayoría de especies de diatomeas pennales son móviles. La locomoción es el resultado de una secreción rigurosamente controlada que se produce en respuesta a una amplia gama de estímulos físicos y químicos. Parece que todas las diatomeas móviles tienen una fina ranura denominada rafe a lo largo de cada valva, la cual básicamente está compuesta por un par de poros conectados por una compleja hendidura de la pared silificada de la diatomea. Muchas diatomeas inmóviles están unidas entre sí, con los frústulos dispuestos de manera que forman largos filamentos (Figura 14-15). El rafe como estructura relacionada con la locomoción se desarrolló, al parecer, como una modificación de los poros apicales por donde se secretan las sustancias que unen a estas diatomeas inmóviles para formar filamentos.

Una diatomea se mueve como respuesta a estímulos externos (como alteraciones mecánicas, luz, calor, o sustancias químicas tóxicas) produciendo contracciones que tienen lugar en haces contráctiles situados en posición adyacente al sistema del rafe. Esta contracción provoca el desplazamiento de cuerpos cristalinos deshidratados hacia áreas de depósito próximas a los poros del rafe, y luego son descargados a los poros. Una vez allí absorben agua y aumenta de volumen, originando fibrillas retorcidas. Las fibrillas se desplazan a lo largo del rafe hasta que encuentran una superficie. Ellas se adhieren inmediatamente a cualquier cuerpo con el que establezcan contacto, y a continuación se contraen. Si el objeto al que quedan adheridas es suficientemente grande, la diatomea se mueve hacia él, depositando un rastro de material secretado parecido al rastro que deja un caracol. Si el objeto es pequeño es transportado a lo largo del rafe y la diatomea se mantiene en su sitio. No obstante, las diatomeas móviles están normalmente en reposo. Cada una de ellas puede moverse sólo una distancia limitada, puesto que en un determinado momento sólo dispone de un número limitado de cuerpos cristalinos.

Los acúmulos de frústulos silíceos de diatomeas que se han ido depositando a lo largo de millones de años forman la sustancia fina y friable conocida como tierra de diatomeas, que se emplea como abrasivo en el pulimentado de la plata y para la preparación de materiales filtrantes y aislantes. Se estima que un centímetro cúbico de tierra de diatomeas contiene unos 4,5 millones de individuos. En los campos petrolíferos de Santa María,

14-17
En las diatomeas la reproducción es principalmente asexual y se produce por división celular. Cada célula hija (mergen inferior izquierdo) hereda una



de las valvas del frústulo materno (mergen inferior derecho) y construye la segunda valva. La valva heredada siempre construye la tapa externa de la "caja" de sílice, y la valva nueva encaja con ella por dentro. En consecuencia, una de las dos células procedentes de la célula anterior tiende a ser más pequeña que esta última. En algunas especies, los frústulos son extensibles y se dilatan por obra del crecimiento del protoplasma que hay en su interior. En otras especies, sin embargo, los frústulos son más rígidos. Cuando los individuos de estas especies se han reducido a aproximadamente un 30 % de su diámetro máximo, puede darse reproducción sexual. Ciertas células funcionan como gametangios masculinos, producen cuatro gametos masculinos mediante meiosis. Otras células funcionan como gametangios femeninos; en ellas tres de los cuatro núcleos resultantes de la meiosis no son funcionales, de manera que se forma una sola oocélula por célula. Después de la singamia (fecundación), la auxospora resultante (o zigoto) crece hasta alcanzar el tamaño característico de la especie. La auxospora forma paredes que a menudo son diferentes de las que, en la misma especie, tienen las células que se reproducen asexualmente. Cuando la auxospora ha madurado se divide y produce nuevos frústulos idénticos a los anteriores, con todos los complejos detalles de su ornamentación. Este diagrama ilustra la reproducción sexual en una diatomea central.

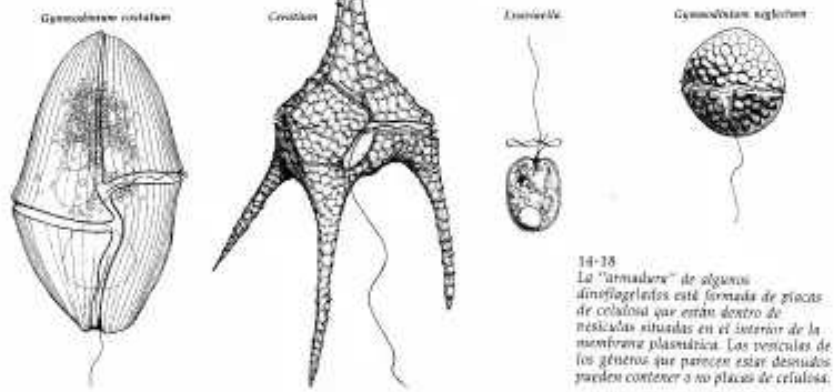
California, hay un depósito subterráneo de tierra de diatomeas de 900 metros de espesor, y cerca de Lompoc, California, anualmente se extraen 270 000 toneladas métricas de tierra de diatomeas destinadas a uso industrial.

Las diatomeas aparecen en abundancia por primera vez en el registro fósil del Cretácico de hace unos 100 millones de años. Gran parte de las especies fósiles son idénticas a las actuales, lo cual indica una persistencia inusual a lo largo del tiempo geológico.

LOS DINOFLAGELADOS: DIVISIÓN PYRRHOPHYTA

La mayoría de los dinoflagelados son organismos unicelulares biflagelados (ver Tabla 14-1, página 233). Se conocen más de 1000 especies, la mayoría son miembros abundantes y altamente productivos del plancton marino; otras viven en agua dulce. En los dinoflagelados los flagelos están situados dentro de dos ranuras; una de ellas rodea su cuerpo como un cinturón, y la otra es perpendicular a la primera. La pulsación de los flagelos dentro de sus respectivas ranuras hace que el dinoflagelado gire como una peonza o trompo. También hay muchos dinoflagelados inmóviles, algunos de ellos no flagelados. Algunos géneros de dinoflagelados ingieren partículas sólidas de alimento, nutriéndose en parte de esta manera.

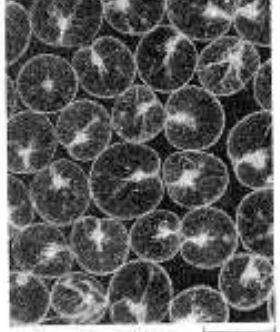
Muchos dinoflagelados tienen una apariencia grotesca, ya que tienen una pared (teca) formada de rígidas placas de celulosa que les confieren la apariencia de un casco extraño o de una antigua pieza de armadura (Figuras 14-18 y 14-19). Las placas de la pared están en vesículas por dentro de la membrana plasmática, no por fuera como ocurre en la pared celular de muchas algas.



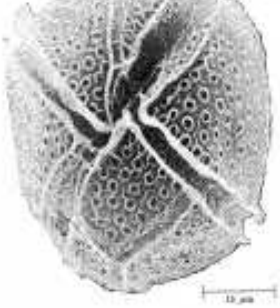
14-18
La "armadura" de algunos dinoflagelados está formada de placas de celulosa que están dentro de vesículas situadas en el interior de la membrana plasmática. Las vesículas de los géneros que parecen estar desnudos pueden contener o no placas de celulosa.

La mayoría de los dinoflagelados tienen clorofilas a y c, generalmente enmascaradas por pigmentos carotinoides, como la peridinina, que es similar a la fucoxantina. Como se ha mencionado anteriormente, probablemente sus cloroplastos derivan del mismo grupo de

(a)



(b)



(c)

14-19
(a) Ceratium uliops, *un dinoflagelado blindado.* (b) Noctiluca scintillans, *un dinoflagelado marino bioluminiscente.* (c) Gonyaulax polyedra, *el dinoflagelado responsable de las espectaculares mareas rojas que se producen en la costa Sur de California.*

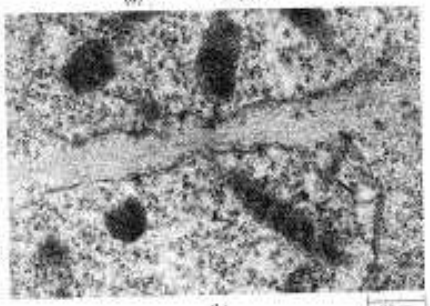
LA MITOSIS EN LOS DINOFLAGELADOS

Los dinoflagelados tienen un tipo único de mitosis que parece reunir algunos rasgos de la división celular de las bacterias. Tal como se muestra en (a), en la célula de los dinoflagelados los cromosomas son siempre visibles, no se condensan antes de la mitosis. Existe una enorme cantidad de DNA en cada célula. Los cromosomas están unidos a la envoltura nuclear, la cual persiste durante la mitosis. Los cromosomas de los dinoflagelados tienen una proporción de proteína respecto a DNA mucho más baja que en los demás eucariotas, y podrían haber derivado de cromosomas bacterianos independientemente del resto de eucariotas.

Los canales citoplasmáticos, que se muestran extendidos en el centro de (b), invaden el núcleo en división cuando se produce la mitosis. Los cromosomas permanecen unidos a la envoltura nuclear y son transportados a ambos lados de estos canales, los cuales contienen fibras de microtúbulos similares a las del huso mitótico de otros eucariotas. Todos los microtúbulos se orientan en una dirección y presumiblemente regulan la separación de las partes de la envoltura nuclear a las que están unidos los cromosomas. El organismo de (a) y de (b) es Crypthecodinium cohnii.

Por lo menos dos especies de dinoflagelados tienen células binucleadas, en las cuales un núcleo recibe el nombre de dinucariótico y el segundo de eucariótico. En este segundo núcleo –que presumiblemente ha sido obtenido por el huésped como resultado de la invasión de un organismo simbionte parecido a un crisófito– los cromosomas no se condensan en ningún estado del ciclo vital, un dato que indica que no son idénticos a los cromosomas eucarióticos "típicos".

(a)



(b)

pública, y la industria del marisco de Massachusetts no recuperó unos dos tercios de su producción hasta cuatro años después. Las mareas rojas son un problema recurrente. Desde la de 1972, en toda la costa de Maine se prohibió legalmente la pesca de marisco desde me-

LOS EUGLENÓFITOS: DIVISIÓN EUGLENOPHYTA

Hay más de 800 especies de euglenófitos, la mayoría habitantes de agua dulce, especialmente de aguas ricas

bacterias que formó los cloroplastos de los crisófitos y de las algas pardas. En otros aspectos, los dinoflagelados son muy diferentes de los miembros de estas otras divisiones.

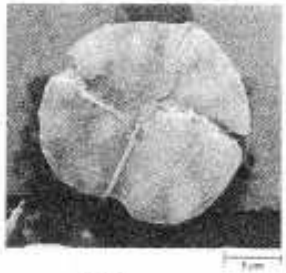
El hidrato de carbono de reserva de los dinoflagelados es el almidón. Algunas especies no contienen clorofila y son heterótrofas, pero su estructura las une claramente al resto de los miembros de la división. Incluso los autótrofos normalmente tienen grandes requerimientos de vitamina B_{12}, al igual que las diatomeas; no podrían considerarse autótrofos desde este punto de vista. Algunos dinoflagelados son capaces de ingerir otras células. Se considera que las formas incoloras son herbívoros que obtienen sus nutrientes mediante la ingestión de otras células o de pequeñas partículas de materia orgánica.

Las cianobacterias son simbiontes comunes de los dinoflagelados tropicales. Por su parte, los dinoflagelados actúan como simbiontes de muchos otros tipos de organismos, incluyendo esponjas, medusas, anémonas de mar, turicados, turbelarias y ciertos protistas. En las almejas gigantes de la familia Tridachnidae, la superficie dorsal del lóbulo interno del manto puede tener un color marrón chocolate debido a la presencia de dinoflagelados simbiontes. Cuando son simbiontes, los dinoflagelados carecen de tecas y aparecen como células esféricas doradas que reciben el nombre de zooxantelas (Figura 14-20).

Las zooxantelas son las principales responsables de la producción fotosintética que hace posible el crecimiento de los arrecifes de coral en las aguas tropicales, que son notoriamente pobres en nutrientes. Los tejidos del coral pueden contener aproximadamente unos 30 000 dinoflagelados simbióticos por milímetro cúbico, principalmente dentro de las células de la pared del tubo digestivo de los pólipos coralinos. Como las algas necesitan luz para la fotosíntesis, los corales que las contienen crecen principalmente a menos de 60 metros de profundidad en las aguas oceánicas. Muchas de las variaciones en la forma de los corales están relacionadas con las propiedades de captación de luz de las diferentes disposiciones geométricas, algo similar a la variación en la disposición del ramaje en los árboles para exponer las hojas a la luz solar.

Los dinoflagelados también juegan un importante papel en los asuntos humanos. Durante el invierno y la primavera de 1974, la costa Oeste de Florida fue asolada por la vigesimoquinta gran marea roja desde 1844. Las playas se llenaron de cientos de miles de peces muertos, y se perdieron millones de dólares en turismo. Estas mareas rojas están causadas por crecimientos inusuales, o afloramientos, de dinoflagelados que colorean el mar de rojo o de marrón (Figura 14-21). No sólo los peces ingieren estos dinoflagelados, que pueden envenenarse directamente, sino también los bivalvos (como los mejillones y las almejas) los cuales generalmente no resultan dañados. Los bivalvos acumulan y concentran las toxinas producidas por estos organismos

14-20
Zooxantela, *la forma simbiótica de los dinoflagelados, visible dentro de un tentáculo de un animal coralino. Las zooxantelas son con mucho los responsables de la producción primaria de los arrecifes de coral.*



14-21
Ptychodiscus brevis, *un dinoflagelado no blindado responsable de los daños que causa la marea roja en la costa de Florida. El flagelo curvado transversal está en una ranura que circunda el cuerpo, como un cinturón. El flagelo longitudinal, que sólo es visible en parte, se extiende desde el centro del organismo hacia la parte inferior izquierda. La ranura apical es una característica distintiva de* Ptychodiscus.

que, dependiendo de las especies de dinoflagelados, pueden ser peligrosos para el consumo humano. En el otoño de 1972, por ejemplo, la costa de Nueva Inglaterra sufrió su primera marea roja, desde Maine hasta el Cabo Cod. Se intoxicaron veintiséis personas por ingestión de *Gonyaulax excavata*. La desgracia se hizo

un huso mitótico normal por dentro de la envoltura nuclear. Los cromosomas, al igual que los de los dinoflagelados, permanecen condensados durante la interfase y durante el ciclo mitótico. En los euglenófitos no

ticas filamentosas y muy ramificadas. Los espermatozoides y las zoósporas de este grupo tienen dos flagelos: uno liso y uno barbulado. Las paredes celulares están compuestas principalmente por celulosa o por polímeros de sustancias similares a la celulosa. La reproducción sexual implica la existencia

diados de agosto hasta mediados de octubre de 1980. Las pesquerías industriales tuvieron unas pérdidas estimadas de 7 millones de dólares en almejas, ostras y mejillones.

Las toxinas producidas por algunos dinoflagelados, como *Gonyaulax catenella*, son toxinas extraordinariamente potentes que afectan al sistema nervioso. La naturaleza química y los efectos biológicos de la mayoría de estas toxinas son relativamente bien conocidas. Por otro lado, se sabe poco sobre los factores causantes de las mareas rojas. Parece que los niveles de nutrientes y ciertas trazas de metales, los vertidos de aguas residuales, la salinidad y la temperatura oceánicas, los vientos, la luz y muchos otros factores juegan algún papel en ello. La periodicidad de las mareas rojas depende de las características del último afloramiento que se produjo, si las condiciones se tornan desfavorables los dinoflagelados pueden perder sus flagelos y formar cistes de resistencia que se hunden y quedan en estado de latencia hasta que haya condiciones más favorables que permitan reanudar su actividad.

Los dinoflagelados se reproducen principalmente por división celular longitudinal; cada célula hija recibe uno de los flagelos y media teca, y luego construye las partes que le faltan en una secuencia muy complicada (ver "La mitosis en los dinoflagelados", página 246). Algunas especies inmóviles forman zoósporas. En algunas de estas especies la zoóspora es el único elemento que tiene la estructura típica de un dinoflagelado, mientras que las formas maduras son células no flageladas o células que pueden unirse para formar filamentos. Algunos dinoflagelados tienen reproducción sexual que generalmente es isógama, pero también hay anisogamia.

en materia orgánica (ver Tabla 14-1, página 233). La longitud de los euglenófitos varía desde menos de 10 micrómetros a más de 500 micrómetros (0,5 milímetros). La forma también es muy variable. Todos, excepto el género *Colacium*, son unicelulares.

Como se ha discutido anteriormente, las similitudes entre los cloroplastos de los euglenófitos y los de las algas verdes sugieren que ambos grupos han derivado independientemente del mismo tipo de bacteria, posiblemente similar a *Prochloron* (ver Figuras 11-2, página 166, y 11-17, página 176). En otros aspectos, los miembros de las dos divisiones son totalmente diferentes. Aproximadamente un tercio de los 40 géneros de euglenófitos tienen cloroplastos, que contienen clorofila *a*, clorofila *b* y algunos carotinoides.

El hidrato de carbono de reserva de los euglenófitos es el paramilo, un polisacárido que no se encuentra en ningún otro grupo de organismos. Como en todos los organismos excepto algas verdes y vegetales, este producto de reserva se almacena fuera del cloroplasto. Entre los euglenófitos que carecen de cloroplastos, algunos absorben materia orgánica, mientras que otros la ingieren. Como se ha mencionado anteriormente, los euglenófitos son esencialmente protozoos zoomastigotas que han adquirido cloroplastos en el curso de su evolución; probablemente deberían fusionarse las dos divisiones (filums).

Los euglenófitos se reproducen por división celular; durante este proceso las células individuales siguen siendo móviles. La envoltura nuclear permanece intacta durante la mitosis, tal y como ocurre en la mayor parte de las algas verdes, en los dinoflagelados, en muchos hongos, y en algunos protozoos ciliados. Los centriolos funcionan como cuerpos basales, organizan

14-22
(a) Euglena, mostrando dos cuerpos de paramilo almacenado así como la naturaleza de la película. (b) Estructura de Euglena, interpretada a partir de fotografías electrónicas.

se conoce reproducción sexual.

La división Euglenophyta toma el nombre de *Euglena*, un género común. La mayoría de especies de *Euglena* son alargadas, como la que se muestra en la Figura 14-22. La célula es compleja y contiene numerosos cloroplastos. Tiene un flagelo emergente largo y barbulado, así como un flagelo corto no emergente. Normalmente el flagelo emergente se sitúa por delante de la célula como un lazo en rotación.

En *Euglena*, el flagelo está anclado en el ápice anterior de la célula, en la base de una abertura en forma de frasco, el *reservorio*. Las vacuolas contráctiles recogen el exceso de agua de toda la célula y la descargan en el reservorio. La célula está delimitada por una membrana plasmática. En la cara interior de esta membrana se encuentran unas bandas proteicas flexibles dispuestas helicoidalmente que, junto con la membrana plasmática, forman una estructura que recibe el nombre de *película*. A diferencia de las rígidas paredes de las células vegetales, la película permite a *Euglena* cambiar su forma, proporcionando un tipo alternativo de locomoción para aquellas formas que habitan en el lodo.

Si dejamos un cultivo de *Euglena* cerca de una ventana soleada se formará en el agua una nube verde claramente visible, que se moverá siguiendo los cambios de luz, siempre en dirección hacia un punto brillante (pero no demasiado). Si la luz es demasiado brillante, los individuos de *Euglena* nadarán alejándose de ella. Probablemente *Euglena* es capaz de orientarse respecto a la luz gracias a la presencia de un par de estructuras –el estigma y un fotorreceptor asociado, que es una protuberancia situada en la base del flagelo. Cuando un euglenófito está orientado de cierta manera respecto a la luz, la "sombra" del estigma pigmentado sobre el fotorreceptor probablemente le ayuda en su movimiento direccional. Sólo tienen estigma unos pocos euglenófitos no fotosintéticos.

Algunas especies de *Euglena* pueden sobrevivir en la oscuridad, donde no pueden fotosintetizar, siempre y cuando tengan una fuente de carbono, además de otros requerimientos vitamínicos y minerales. Si algunas cepas de *Euglena* se sitúan a la luz, con la temperatura apropiada y en un medio rico, las células se replican más rápidamente que los cloroplastos, produciendo células no fotosintéticas que, sin embargo, sobreviven indefinidamente en un medio apropiado. Los euglenófitos son básicamente un grupo de protozoos con cloroplastos inestables.

RESUMEN

Las cuatro divisiones de protista heterótrofos que a menudo se han tratado como hongos son Oomycota, Chytridiomycota, Acrasiomycota y Myxomycota. Todos tienen un ciclo mitótico más o menos típico con la presencia de centriolos. Los primeros dos grupos son principalmente acuáticos; los dos restantes son terrestres.

Los miembros de la división Oomycota comprenden formas que van desde organismos unicelulares a formas cenocí-

de una gran ovocélula inmóvil y pequeños espermatozoides móviles. Dos de los miembros parcialmente terrestres de esta división son *Phytophthora* (un agente causante de muchas enfermedades importantes en vegetales, incluido el mildiu de la patata o tizón tardío de la papa, que en 1846-47 produjo el gran hambre en Irlanda) y *Plasmopara viticola*, causante del mildiu de la vid.

Los Chytridiomycota, o quitridiomicetes, son organismos acuáticos unicelulares o cenocíticos; en muchas de las especies estudiadas las paredes celulares son de quitina. Las esporas móviles y los gametos tienen un solo flagelo liso posterior. *Allomyces* y un género estrechamente relacionado con él son, hasta el momento, los únicos organismos no fotosintéticos con una alternación de generaciones similar a la de los vegetales y la de muchas algas.

Los mohos mucilaginosos celulares, división Acrasiomycota, son un grupo pequeño de organismos ameboides que se agregan en un estadio de su ciclo vital formando un pseudoplasmodio. No se les conoce ninguna forma flagelada. Por lo menos en algunos miembros del grupo se da reproducción sexual; ésta tiene lugar mediante macrocistes.

Los mohos mucilaginosos plasmodiales, división Myxomycota, pueden existir como masas fluidas y plurinucleadas de citoplasma, denominadas plasmodios que normalmente son diploides. Estos plasmodios acaban formando esporangios, dentro de los cuales se forman esporas diploides. Cada una de las esporas sufre meiosis; tres de los cuatro núcleos resultantes degenieran, de manera que cada espora contiene al final un solo núcleo haploide. En condiciones favorables, las esporas se abren reproduciendo amebas, que pueden convertirse en células flageladas. Tanto las amebas como las células flageladas pueden actuar como gametos. El plasmodio frecuentemente se forma después de la fusión de los gametos.

En este capítulo nos hemos referido a tres divisiones de protistas fotosintéticos, principalmente unicelulares. Dos de ellos –Chrysophyta y Pyrrhophyta– tienen cloroplastos que son similares bioquímica y, hasta cierto punto, estructuralmente. Estos cloroplastos se caracterizan por la presencia de clorofilas *a* y *c* y del pigmento accesorio fucoxantina. Estos parecidos sugieren que los antepasados de estas divisiones, así como los de las algas pardas (división Phaeophyta), pueden haber adquirido sus cloroplastos a través de series de sucesos simbióticos independientes, en los que estuviera implicada una bacteria con características similares al recientemente descubierto *Heliobacterium chlorum*. Alternativamente, podría ser que hubieran ingerido un eucariota que contenía cloroplastos de estas características. En un ejemplo análogo, los cloroplastos de la división Euglenophyta recuerdan a los de las algas verdes (división Chlorophyta), los cuales seguramente también fueron adquiridos independientemente de otros protistas unicelulares fotosintéticos que se tratan en este capítulo.

Los Chrysophyta son componentes importantes del fitoplancton marino y de agua dulce. Muchos miembros de una de las clases, la clase Chrysophyceae, son pequeñas algas (de 1 a 3 micrómetros) que se encuentran en grandes cantidades en el nanoplancton. Estos organismos contribuyen de manera muy importante a la producción primaria del mar. Una segunda clase, la clase Xanthophyceae, comprende organismos que carecen del pigmento fucoxantina. La tercera clase, la clase Bacillariophyceae o diatomeas, consta por lo menos de 5600 especies de organismos unicelulares con una pared celular única constituida por un doble caparazón de sílice. Durante 200 millones de años las diatomeas han sido el constituyente más importante del plancton marino y de agua

dulce. Las únicas células flageladas del ciclo vital de las diatomeas son los gametos masculinos, que sólo se han observado en unas pocas especies.

Los dinoflagelados (división Pyrrhophyta) son organismos unicelulares biflagelados, principalmente marinos. Los dino-

Un libro bien escrito sobre la biología de los mohos mucilaginosos plasmodiales, con especial referencia a los aspectos ultraestructurales, bioquímicos y fisiológicos.

LARGE, E. C. *The Advance of the Fungi*. Dover Publications,

CAPÍTULO 15

flagelados se caracterizan por la presencia de dos flagelos, que se mueven en diferentes planos haciendo que el organismo gire. A menudo en las vesículas situadas por debajo de la membrana plasmática aparecen unas placas rígidas de celulosa, que dan a los dinoflagelados una apariencia particular. En su forma simbiótica, en la que reciben el nombre de zooxantelas, los dinoflagelados son los principales productores primarios de los arrecifes coralinos; también se dan ampliamente como simbiontes en muchos otros animales marinos.

Los Euglenophyta o euglenófitos son un pequeño grupo de organismos; la mayoría viven en agua dulce y son unicelulares. Contienen clorofilas *a* y *b* y almacenan hidratos de carbono en forma de un polisacárido inusual llamado paramilo. Los euglenófitos carecen de pared celular, pero por debajo de la membrana plasmática tienen una serie de bandas flexibles de proteína que constituyen la película. Las células están altamente diferenciadas: contienen cloroplastos, una vacuola contráctil y flagelos. No se les conoce reproducción sexual. Los Euglenophyta son fundamentalmente similares a los protozoos del filum Zoomastigota y quizá deberían incluirse en este grupo.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS POSTERIORES

BOLD, HAROLD C., and MICHAEL J. WYNNE: *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction* 2a ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1985.

Un texto detallado sobre algas, orientado desde el punto de vista taxonómico, que contiene mucha información de todos los grupos.

BONNER, JOHN T.: *The Cellular Slime Molds*, 2.ª ed., Princeton University Press, Princeton, N.J., 1968.

Un compendio del trabajo experimental desarrollado con un grupo de organismos pequeños pero fascinantes.

CHRISTENSEN, CLYDE M.: *The Molds and Man: An Introduction to the Fungi*, 3a ed., University of Minnesota Press, Minneapolis, 1965.

Un texto que contiene mucha información sobre los hongos, y especialmente sobre sus complejas e importantes relaciones con el hombre.

DAWLEY, H. MARSHALL: *Algal Biology: A Physiological Approach*, Blackwell Scientific Publications, Boston, Mass., 1982.

Un texto amplio sobre la biología de los protistas fotosintéticos, haciendo especial énfasis en la relación de los diversos organismos con su medio ambiente.

DAWES, CLINTON J.: *Marine Botany*, Wiley-Interscience, New York, 1968.

Una perspectiva de las algas marinas en un contexto ecológico.

GRAY, W. D., and CONSTANTINE J. ALEXOPOULOS: *Biology of the Myxomycetes*, Ronald Press Co., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1968.

Inc., New York, 1962.

Un texto fascinante y popular sobre las historias relacionadas de los hongos y de la humanidad, publicado por primera vez en 1960.

LOOMIS, WILLIAM F. (Ed): *The Development of Dictyostelium discoideum*, Academic Press, New York, 1982.

Una amplia revisión de todos los aspectos de la biología de esta especie y de la división a la que pertenece realizada por numerosos autores.

MARGULIS, LYNN, and KARLENE V. SCHWARTZ: *Five Kingdoms. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*, W. H. Freeman and Company, New York, 1982.

Una magnífica y concisa guía de la diversidad biológica. (Nota del traductor: existe una traducción al castellano, Ed. Labor, 1985.)

RAPER, KENNETH B.: *The Dictyostelids*, Princeton University Press, Princeton, N. J., 1984.

Un texto excelente que discute el crecimiento, la morfogénesis y la sistemática de estos fascinantes organismos.

ROSS, IAN K.: *Biology of the Fungi: Their Development, Regulation, and Associations*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Un texto magnífico sobre hongos, orientado biológicamente, en el que se da especial importancia a las tres divisiones que hemos tratado en este capítulo.

ROUND, F. E.: *The Ecology of Algae*, Cambridge University Press, New York, 1981.

Un texto amplio sobre la ecología de las algas marinas y de agua dulce, organizado según su origen y muy bien escrito.

SCAGEL, R. F., R. J. BANDONI, J. R. MAZE, G. E. ROUSE, W. R. SCHOFIELD, and J. R. STEIN: *Nonvascular Plants. An Evolutionary Survey*, Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif., 1982.

Un texto completo sobre la diversidad de aquellos protistas que se incluyen en este libro y sobre los hongos.

SPECTOR, DAVID L. (Ed): *Dinoflagellates*, Academic Press, Inc., New York, 1984.

Una revisión puesta al día de los estudios sobre este fascinante grupo de protistas, donde cada artículo está redactado por un experto en el tema.

STERNGER, K. A., and R. HADDAD: "Biology and Hydrographic Aspects of Red Tides", *BioScience* 31: 814-19, 1981.

Mediante imágenes de satélite se describen las condiciones que llevan a la formación de los "afloramientos" de dinoflagelados que provocan la formación de mareas rojas.

VIDAL, GONZALO: "The Oldest Eukaryotic Cells", *Scientific American*, Febrero 1984, páginas 48-57.

Una revisión excelente sobre la naturaleza y la aparición de los Acritarcos, los eucariotas más antiguos que se conocen.

Protistas multicelulares: algas rojas, pardas y verdes

15-1
Algas sobre las rocas en marea baja a lo largo de la costa de Carolina del Norte.

El mar abierto, el litoral y la tierra son las tres zonas de vida que constituyen nuestra biosfera. Las algas desempeñan un importante papel en los sitios más antiguos de habitación, el mar y el litoral, comparable al papel de las plantas en el mucho más joven medio terrestre (Figura 15-1). A menudo las algas son también dominantes en hábitats de agua dulce —estanques, ríos y lagos— donde pueden ser los contribuyentes más importantes de la productividad de estos ecosistemas. Dondequiera que crezcan las algas tienen un papel ecológico comparable al de las plantas en los hábitats terrestres.

A lo largo del litoral rocoso podemos encontrar las algas más grandes y complejas, las algas marinas, típicamente agrupadas en cinturones muy diferenciados o en estratos relacionados con los niveles de las mareas (Figura 15-2). Su complejidad estructural refleja su capacidad para sobrevivir en esta difícil zona de vida, donde dos veces al día están sujetas a grandes fluctuaciones de humedad, temperatura, salinidad y luz, y además están sometidas al constante impacto de las olas y la acción abrasiva de las partículas de arena que ellas arrastran.

Ancladas mar adentro, más allá de donde rompen las olas, las algas proporcionan cobijo a una gran variedad de organismos microscópicos, así como a peces más grandes e invertebrados que se nutren de los microorganismos y de animales más pequeños que ellos. Estas extensas áreas de crecimiento masivo de algas pueden ser tan densas que se les puede llamar bosques. Por ejemplo, apartados de la costa, en California, hay inmensos lechos de masas de algas pardas cuyos anchos frondes, de 15 metros de largo, son mantenidos en flotación por unos tallos sinuosos de 30 o más metros de largo desde un pedúnculo fijado en el fondo. Muchos de los grandes carnívoros, incluyendo la nutria de mar y el atún, encuentran alimento y refugio en estos lechos de algas, que también son recolectados por el hombre para su alimentación y para obtener fertilizantes.

Las tres divisiones de algas que son total o casi totalmente pluricelulares (las algas de mayor tamaño), son el tema central de este capítulo. Estas son las algas que forman masas a lo largo de las costas y en ocasio-

nes flotan libremente en el mar abierto, como en el llamado Mar de los Sargazos. Una de estas divisiones, las algas verdes (división Chlorophyta) también incluye muchas algas unicelulares, algunas de las cuales son

enlaces entre las unidades de glucosa diferentes a los del almidón. El alcohol manitol es otro producto de almacenamiento en las algas pardas.

Cuando las células de las algas se dividen, las mem-

gas verdes, se originaron en el período Silúrico tardío, hace unos 420 millones de años. Las algas verdes y rojas que están mejor representadas en el registro fósil tienen paredes celulares calcáreas; sólo un género de

importantes contribuyentes a la productividad del plancton, tanto en el mar como en el agua dulce. Esta división, extraordinariamente diversa, es especialmente interesante ya que casi con toda seguridad es el grupo que originó las plantas terrestres, suceso que ocurrió hace más de 430 millones de años. Aunque probablemente no existe ninguna alga verde que se pueda considerar como un verdadero antepasado de las plantas, muchas de ellas conservan algunas de sus características más probables.

Además de las algas verdes, que están mejor representadas en el agua dulce que en el mar, e incluso son frecuentes en hábitats terrestres, existen dos divisiones más de algas fundamentalmente pluricelulares: las algas rojas (división Rhodophyta) y las algas pardas (división Phaeophyta). Ambas divisiones son casi exclusivamente marinas. También existen unos pocos géneros de algas rojas y pardas de agua dulce. Todas las algas pardas son pluricelulares, mientras que algunas algas rojas son unicelulares.

CARACTERÍSTICAS DE LAS ALGAS ROJAS, PARDAS Y VERDES

Tal como se expuso en el capítulo anterior, en el origen de los cloroplastos de las algas rojas, pardas y verdes parecen haber intervenido diferentes bacterias. En las algas rojas, los cloroplastos contienen clorofila *a* y ficobilinas; estos cloroplastos son similares a las cianobacterias, un grupo muy antiguo. La mayoría de los científicos han llegado a la conclusión de que es evidente que el origen de los cloroplastos de las algas rojas se produjo a partir de cianobacterias simbióticas. Las algas verdes, por el contrario, contienen cloroplastos con clorofila *a* y *b*; comparten estas características con los euglenófitos y con las plantas, las cuales se originaron a partir de las algas verdes. Las características bioquímicas de estos cloroplastos son similares a *Prochloron* (ver Figuras 11-2, página 166, y 11-3, página 176), otra bacteria, y es posible que se hayan originado a partir de un organismo con estas características. Finalmente, los cloroplastos pardodorados de tres grupos estrechamente relacionados: algas pardas, crisófitos y dinoflagelados, contienen clorofila *a* y *c* y pueden haberse originado a partir de una bacteria con características similares a las del recién descubierto *Heliobacterium chlorum*. Estos cloroplastos pueden haberse originado a partir de células eucarióticas ingeridas por las algas. No obstante, en última instancia estos orgánulos habrían tenido también un origen bacteriano.

Los integrantes de las tres divisiones que tratamos en este capítulo también difieren considerablemente en muchas otras características, algunas de las cuales se exponen en la Tabla 14-1 (página 233). Aunque la celulosa forma parte de las paredes celulares de algunos miembros de cada una de las divisiones, estas

15-2
Rocas a lo largo de la costa de Cornwall, en Inglaterra, donde se pueden ver los diferentes estratos de especies de algas desde los niveles inferiores a los superiores.

paredes tienen una composición extremadamente variada, tanto entre grupos como dentro de un mismo grupo. Las algas rojas no poseen flagelos en ninguno de los estadios de sus ciclos biológicos y tampoco poseen centriolos. Las algas rojas tienen estructuras llamadas *casquetes polares*, que están asociadas con el núcleo y se trasladan durante la profase mitótica como los centriolos de otras algas; se desconoce si los casquetes polares y los centriolos son homólogos. Las similitudes entre las algas rojas y los ascomicetes son conocidas desde hace muchos años y merecen más atención si tenemos en cuenta otras características. Las células flageladas de las algas pardas, como las de los crisófitos y las de las diatomeas, grupos muy próximos sistemáticamente a las algas pardas, tienen flagelos desiguales –un flagelo barbulado dirigido hacia adelante y un flagelo liso posterior (ver Figura 2-26, página 31). Por el contrario, los flagelos de las algas verdes (cuando existen) son generalmente idénticos y lisos.

Las algas verdes, al igual que las plantas, almacenan sus reservas de alimento en forma de almidón en sus plastos (Figura 15-3a). Todos los demás grupos de eucariotas fotosintéticos, incluyendo los descritos en el Capítulo 14, así como las algas rojas y pardas descritas en este capítulo, almacenan su alimento fuera de los cloroplastos, en el citoplasma. Las reservas de alimento de las algas rojas se almacenan como almidón, mientras que las de las algas pardas se almacenan como laminarina, otro polímero de la glucosa que tiene los

Las paredes celulares de la mayoría de las algas rojas contienen un componente rígido interno constituido por microfibrillas que pueden ser de celulosa o de otro polisacárido, y por una matriz mucilaginosa, general-

das (Figura 15-5b). Algunas algas coralinas forman costras sobre las rocas (Figura 15-6). Las algas coralinas son un grupo antiguo, con ejemplares que se remontan a finales del periodo Cámbrico, hace más de 500 millo-

brana plasmática generalmente se invaginan desde el margen de la célula (constricción), tal como ocurre generalmente en los animales, hongos y protistas. Sin embargo, se han encontrado placas celulares como las de las plantas en un alga parda y en algunos géneros de algas verdes filamentosas. La mayoría de las células de las algas, excepto las de las algas rojas, tienen centriolos que se convierten en los cuerpos basales de los flagelos y de cualquier célula móvil que se produzca (ver página 32).

En general, los miembros pluricelulares de las divisiones tratadas aquí no tienen una disposición compleja de tejidos como la que podemos encontrar en las plantas vasculares. Sin embargo, en ciertas algas pardas podemos encontrar, en lo que parece el tallo y las hojas, un haz conductor formado por células que se asemejan a tabiques con punteaduras. Las estructuras reproductoras de las algas están formadas generalmente por una sola célula y no por estructuras pluricelulares con cubiertas protectoras estériles como las que encontramos en briófitos y en plantas vasculares (ver Capítulo 16).

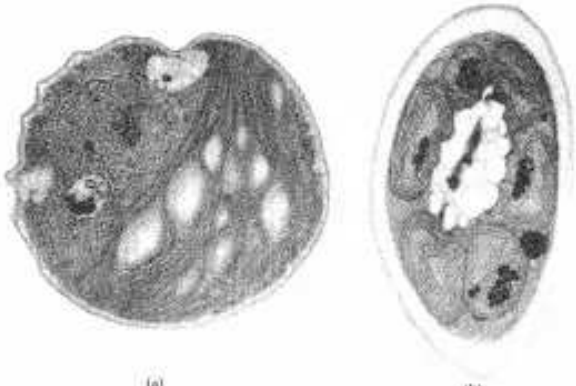
Las tres divisiones de algas descritas en este capítulo son grupos antiguos y difieren notablemente en sus características. Se encuentran fósiles similares a las algas verdes unicelulares en Bitter Springs Formation en Australia central, con aproximadamente 900 millones de años de antigüedad. Durante el periodo Cámbrico, al menos hace unos 550 millones de años, ya se habían desarrollado grandes algas verdes sifonales (cenocíticas), así como algas rojas. Otras líneas pluricelulares de algas verdes aparecieron durante toda la Era Paleozoica; por ejemplo, las primeras algas del orden Charales, representativas del grupo más notable de algas pardas está calcificado. Consecuentemente, el registro fósil de algas pardas es pobre; no se conservan tan fácilmente como algunas algas verdes y rojas.

ALGAS ROJAS: DIVISIÓN RHODOPHYTA

Las algas rojas no tienen células flageladas, son estructuralmente complejas (Figuras 15-4, 15-5), y tienen ciclos biológicos complejos. Las algas rojas están desprovistas de centriolos, en contraste con las algas verdes y las algas pardas, que generalmente los tienen incluso en sus estados vegetativos. Las estructuras denominadas casquetes polares asumen el papel de los centriolos en las algas rojas. Hay aproximadamente unas 4000 especies de algas rojas. Son particularmente abundantes en aguas tropicales y templadas, aunque muchas de ellas las podemos encontrar en las regiones más frías del mundo. Hay menos de 100 especies de algas rojas de agua dulce, pero en el mar el número de especies es mayor que el conjunto de todas las demás algas marinas. Los miembros de esta división generalmente crecen adheridos a las rocas o a otras algas; hay sólo algunas formas flotantes y unas pocas unicelulares o coloniales.

Las ficobilinas solubles en agua, que son las que enmascaran el color de la clorofila *a* y dan a las algas rojas su color característico, son pigmentos accesorios. Están particularmente adaptadas para absorber la luz verde, violeta y azul que penetra en las aguas profundas. Los cloroplastos parecen haberse originado a partir de cianobacterias simbióticas, a las cuales se asemejan tanto bioquímica como estructuralmente.

15-3
En las algas verdes y en las plantas las reservas de alimento se almacenan en forma de almidón en los plastos, mientras que otros procariotas fotosintéticos almacenan sus reservas de alimento en el citoplasma. (a) Chlorella, *una alga verde, con grandes gránulos de almidón de color claro en sus plastos.* (b) *Una masa de gránulos de almidón rodeada de plastos se ve en el citoplasma de* Batrachospermum monilliforme, *una alga roja.*



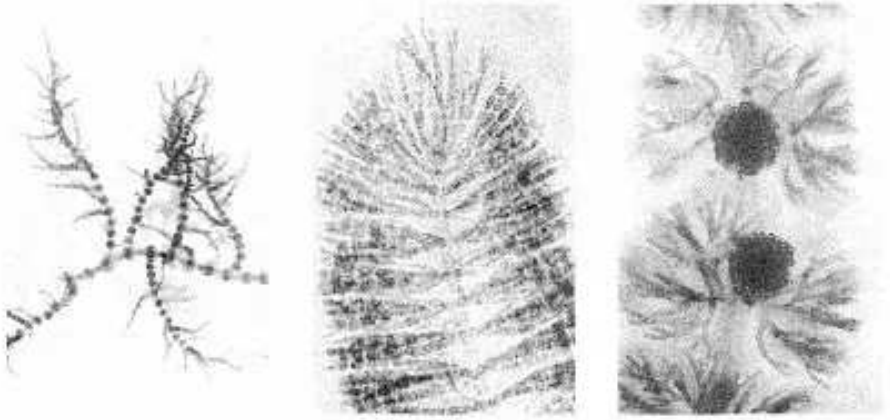
mente un polímero sulfatado de la galactosa, como el agar o el carraguín (ver "Usos económicos de las algas", página 262). Tales componentes son los que dan a las algas rojas su característica textura escurridiza y flexible.

Además, muchas algas rojas depositan carbonato cálcico en sus paredes celulares. Muchas de estas algas son particularmente ásperas y duras, y constituyen la familia Corallinaceae, las algas coralinas. Las algas coralinas son comunes en todos los océanos del mundo y viven sobre superficies estables que reciben suficiente luz (ver Figura 15-5b, c). Recientemente se encontró un alga coralina pétrea a 268 metros de profundidad, una profundidad mayor que las que se habían registrado hasta entonces para cualquier organismo fotosintético (Figura 15-6). Esto es más de 100 metros por debajo de la profundidad a la cual llega normalmente la luz solar.

Las algas coralinas tienen un papel importante en la construcción de los arrecifes coralinos. Realmente, la productividad de dichos arrecifes y su capacidad para crecer en aguas tropicales relativamente estériles, depende directamente de las algas coralinas y de los dinoflagelados simbióticos, las zooxantelas, que se encuentran en el interior de los pólipos formadores de coral (ver Figura 14-20, página 247). Las algas coralinas constructoras de arrecifes generalmente carecen de articulaciones (Figura 15-5c), mientras que muchas de las otras algas coralinas están visiblemente articula-

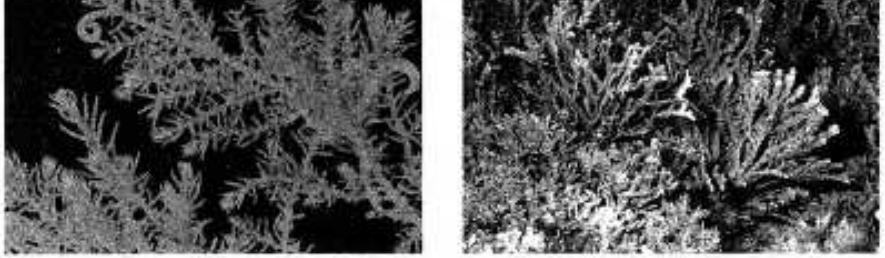
La mayoría de las algas rojas están compuestas por filamentos, que frecuentemente están densamente entretejidos y se mantienen unidos por el mucílago de la matriz intercelular. Las formas más simples, tales como el alga roja de agua dulce *Batrachospermum*, son filamentosas (ver Figura 15-4). El crecimiento de las algas rojas filamentosas se inicia a partir de una única célula apical con forma de cúpula, que se divide secuencialmente y forma un eje. Dicho eje, a su vez, forma verticilos de ramas laterales (Figura 15-4b). La mayoría de las algas rojas son multiaxiales o aparentemente parenquimatosas, dando lugar a un cuerpo tridimensional. En estas formas, los filamentos se conectan secundariamente, formando una red que se sostiene gracias a la matriz mucilaginosa. En muchas algas rojas las punteaduras son un rasgo distintivo de las paredes celulares. Consisten en puntos de conexión de forma lenticular sostenidos en las paredes por sus surcos ecuatoriales (ver Figura 15-8). En unos pocos géneros, como *Porphyra* (ver página 262), podemos encontrar un verdadero parénquima, en donde las células están densamente empaquetadas al igual que en las plantas.

El ciclo biológico de la mayoría de las algas rojas es inusual ya que consta de tres fases: (1) un gametófito haploide; (2) una fase diploide, llamada *carposporófito*; y (3) otra fase diploide, llamada *tetrasporófito* (Figura 15-7). Los individuos masculinos (generación gametó-

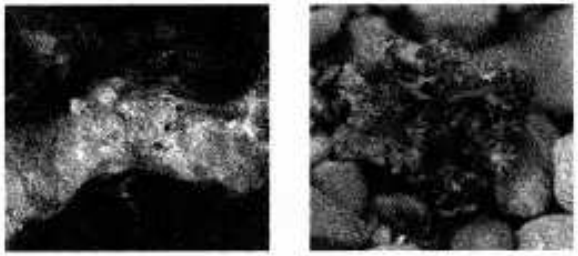


(a) (b) (c)

15-4
(a) *El alga roja, sencilla y filamentosa,* Batrachospermum. *Las ejes ramificados, blandos y gelatinosos de esta alga roja de agua dulce son muy frecuentes en riachuelos, charcas y lagos de aguas frías de todo el mundo.* (b) *Ápice de un individuo de* Batrachospermum, *donde se pueden ver las ramas laterales dispuestas en verticilos.* (c) *Dos cistocarpos de* Batrachospermum.



(a) (b)



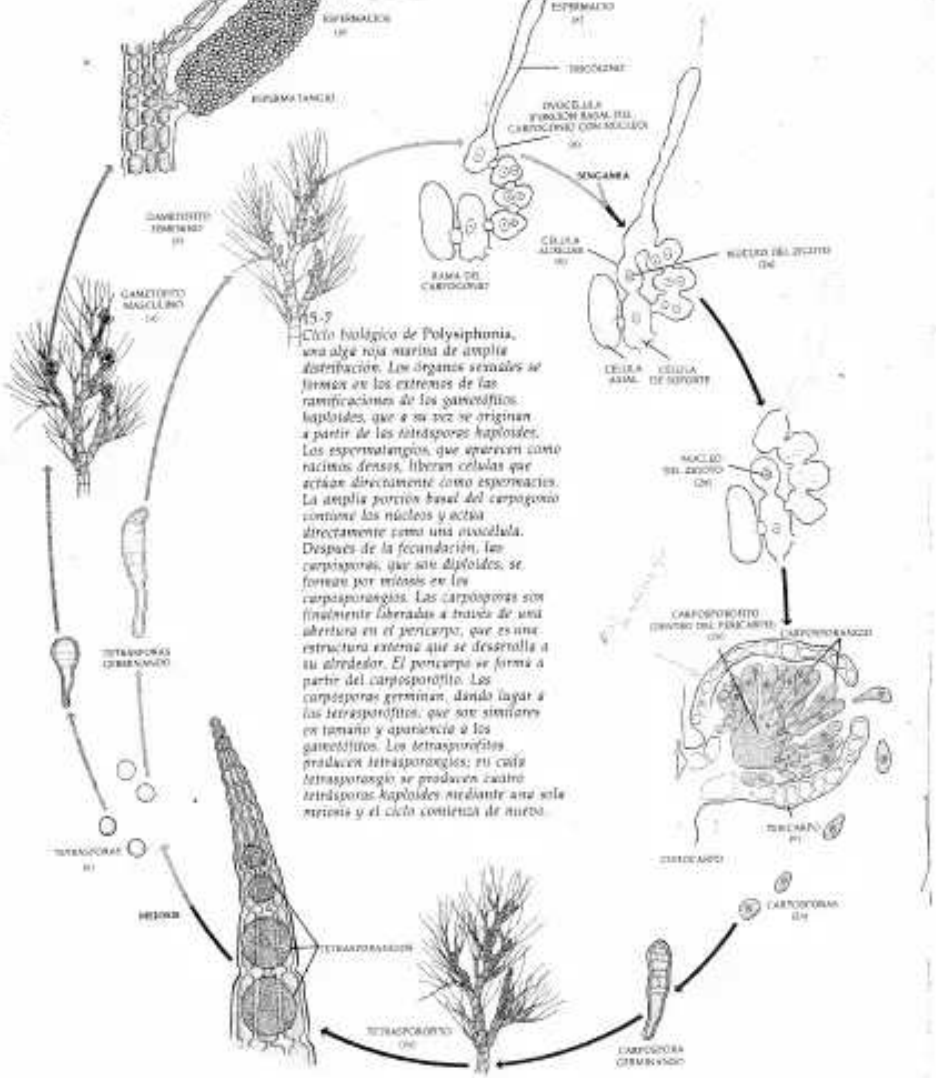
(c) (d)

15-5
(a) *En* Bonnemaisonia hamifera, *se ve claramente la estructura básica filamentosa de las algas rojas. Parece ser que la organización pluricelular en las algas rojas evolucionó de forma diferente que en las algas verdes y las algas pardas, en donde no se encuentran patrones de organización similares. Los filamentos ramificados de esta alga son ganchudos, capacitándola para adherirse a otras algas.* (b) *Algas coralinas articuladas en una charca producida por las mareas en California.* (c) *Alga coralina roja* Porolithon craspedium, *esta alga formadora de arrecifes no es articulada.* (d) *Musgo de Irlanda* (Chondrus crispus), *una importante fuente de carraguín y de otros coloides.*

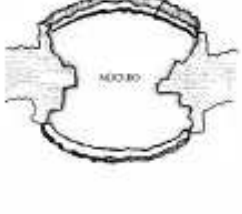
(a) (b) (c)

15-6
(a) *Fotografía realizada con el microscopio electrónico de barrido de una especie no identificada de alga roja pétrea recogida a 268 metros de profundidad por Mark Littler de la Smithsonian Institution y sus colaboradores, en octubre de 1984. Esta alga formaba masas planas de aproximadamente un metro de diámetro sobre un montículo submarino en las Bahamas, a una profundidad donde la intensidad de la luz estimada era del 0,0005 % de su valor en la superficie del mar; aquí el alga cubría aproximadamente el 10 % de la superficie de las rocas. Al analizarla en el laboratorio, se descubrió que era 100 veces más efectiva para capturar y utilizar la energía solar que sus parientes de aguas superficiales. Esta alga, que crecía de una manera continua hasta la cima de un montículo a unos 70 metros de profundidad, estaba casi a 100 metros por debajo de los límites que se habían establecido para que un organismo fotosintético adherido al sustrato pudiera vivir.* (b) *Algas coralinas pétreas púrpuras y otros organismos de aguas profundas del montículo submarino.* (c) *El aparato sumergible para la investigación, el* John See Link I. *Los registros más profundos de algas se hicieron gracias a este instrumento.*

15-8
Una punteadura en el alga roja Palmaria. *Las punteaduras son puntos de conexión en forma de lente que se distinguen claramente y se forman*



15-7
Ciclo biológico de Polysiphonia, *una alga roja marina de amplia distribución. Los órganos sexuales se forman en los extremos de las ramificaciones de los gametófitos haploides, que a su vez se originan a partir de las tetásporas haploides. Los espermatangios, que aparecen como racimos densos, liberan células que actúan directamente como espermacios. La amplia porción basal del carpogonio contiene los núcleos y actúa directamente como una ovocélula. Después de la fecundación, las carpósporas, que son diploides, se forman por mitosis en los carposporangios. Las carpósporas son finalmente liberadas a través de una abertura en el pericarpio, que es una estructura externa que se desarrolla a su alrededor. El pericarpio se forma a partir del carposporófito. Las carpósporas germinan, dando lugar a los tetrasporófitos, que son similares en tamaño y apariencia a los gametófitos. Los tetrasporófitos producen tetrasporangios; en cada tetrasporangio se producen cuatro tetásporas haploides mediante una sola meiosis y el ciclo comienza de nuevo.*



entre las células de las algas rojas. Sus núcleos son de protelio y sus paredes exteriores son, al menos en parte, polisacáridos. Las punteaduras se forman tanto entre células del mismo filamento como entre células de filamentos vecinos, manteniendo así unidos los cuerpos de las algas rojas. También se forman entre las numerosas algas rojas parásitas y sus huéspedes, probablemente para facilitar el traspaso de productos de fotosíntesis entre ellos.

fita) producen espermatangios que liberan espermacios masculinos no móviles que flotan pasivamente en el agua. El órgano sexual femenino, el *carpogonio*, desarrolla un largo filamento, el tricógino, que es similar en estructura y función a los de los ascomicetes (ver Capítulo 13). Los espermacios llegan a el tricógino por azar, mediante las corrientes de agua. Después de la unión, el núcleo espermático penetra en el tricógino a través del poro, migra hacia el núcleo de la ovocélula, y se fusiona con ésta.

En las algas rojas más sencillas, como *Batrachospermum*, la generación carposporófita diploide (Figura 15-4c) se desarrolla directamente a partir del carpogonio fecundado. En el carpogonio se forman estructuras terminales productoras de esporas llamadas *carposporangios*. En los grupos más desarrollados de algas rojas, el núcleo diploide formado por singamia en el carpogonio es transferido a una segunda célula, la célula auxiliar, a partir de la cual se desarrolla el carposporófito. *Polysiphonia* es un ejemplo de este tipo de ciclo biológico (Figura 15-7).

Las *carpósporas* diploides, formadas en el carposporangio, son liberadas y dan lugar a tetrasporófitos independientes. El tetrasporófito produce además otra clase de estructura productora de esporas, el *tetrasporangio*: cada tetrasporangio sufre meiosis, dando como resultado cuatro tetásporas haploides. Al germinar, cada tetáspora producen gametófito.

En la mayoría de las algas rojas las generaciones del gametófito, del carposporófito y del tetrasporófito son muy parecidas entre sí y es por esta razón que se les nombra isomórficas, como es el caso de *Polysiphonia*. Las algas coralinas, por ejemplo, tienen ciclos biológicos isomorfos. Se están descubriendo también cada vez más ciclos biológicos heteromorfos; en estos casos los tetrasporófitos son microscópicos y filamentosos, o bien consisten en una fina costra que se adhiere firmemente al sustrato rocoso.

ALGAS PARDAS: DIVISIÓN PHAEOPHYTA

Las algas pardas, un grupo casi exclusivamente marino, comprenden a la mayoría de las algas de gran tamaño de las regiones templadas. Aunque sólo son aproximadamente 1500 especies, las algas pardas tienen un interés considerable ya que dominan las costas rocosas de las regiones más frías del mundo (Figura 15-9). Las algas pardas de mayor tamaño, del orden de las Laminariales, forman grandes masas de algas que cubren la zona de mareas. En aguas claras, las algas pardas se desarrollan desde el nivel inferior de las mareas hasta una profundidad de 20 a 30 metros, y en costas de pendientes suaves, pueden extenderse 5 a 10 kilómetros desde la línea de costa. Incluso en los trópicos, donde las algas pardas son menos frecuentes, hay inmensas masas flotantes de *Sargassum* (Figura 15-10), en áreas como el Mar de los Sargazos en el Océano Atlántico, al noreste de las islas del Caribe.

El tamaño de las algas pardas varía desde formas microscópicas hasta las formas más grandes que se conocen entre las algas. Los miembros más sencillos de la división son filamentos ramificados como *Ectocarpus* (Figura 15-11), en donde el crecimiento tiene lugar mediante *meristemas intercalares*, es decir, meristemas dentro de los filamentos. En algas pardas filamentosas más especializadas, los filamentos se unen formando un cuerpo sólido, que en las formas más complejas se convierte en una estructura celular tridimensional parecida a la de las plantas.

Las algas de gran tamaño, como *Laminaria*, tienen partes diferenciadas denominadas *rizoides*, *filoide* y *cauloide*, con la región meristemática situada entre el filoide y el cauloide (ver Figura 15-9b). Este modelo de crecimiento es particularmente interesante para el aprovechamiento de *Macrocystis* por el hombre. Esta alga se recolecta en toda la costa de California; cuando se recolectan los filoides más viejos de la superficie mediante embarcaciones especializadas, *Macrocystis* es capaz de regenerarse a partir de sus partes más profundas. Las algas gigantes, tales como *Macrocystis* y *Nereocystis* puede tener más de 60 metros de longitud, y su crecimiento es tan rápido que permite cosechar una considerable cantidad de material. Uno de los productos más importantes derivado de estas agrupaciones es un material mucilaginoso intercelular llamado algina, que es un importante estabilizante y emulsionante utilizado en productos alimenticios y en pinturas, así como satinador de papel.

15-10
El alga parda Sargassum *tiene un complejo sistema de organización. Sargassum, como Fucus, es un miembro del orden Fucales y tiene un*

(a)

(b)

(c)

15-9
Algas pardas. (a) Durvillea antarctica *expuesta durante la marea baja en una costa rocosa de Nueva Zelanda.* (b) *Detalle del conjunto de algas de* Laminaria, *donde se aprecian los rizoides, los filoides y las bases de varios cauloides.* (c) *Sargazo vejigoso* (Fucus vesiculosus) *que cubre densamente muchas costas rocosas que están expuestas a mareas bajas. Cuando se sumergen, los aerocistes de los filoides las elevan hacia la luz. La eficacia fotosintética de las algas marinas que generalmente están expuestas al aire es de una a siete veces mayor en el aire que en el agua, mientras que para las algas que están generalmente sumergidas es mayor en el agua que en el aire. Esto explica, al menos en parte, la distribución vertical de las algas en la zona de las mareas.*

Una alga de las rocas, *Fucus* (ver Figura 15-9c), es un alga parda de ramificación dicótoma que tiene *aerocistes* cerca de los extremos de los filoides. La estructura de *Fucus*, por lo demás, es parecida a la de *Macrocystis*. *Fucus* está emparentado con *Sargassum* (ver Figura 15-10). Es frecuente que individuos de *Sargassum* se separen por rotura del conjunto y formen masas flotantes, donde los rizoides se han perdido. *Fucus* y *Sargassum* se reproducen mediante repetidas divisiones de una sola célula apical y no a partir de un meristema localizado dentro de su cuerpo, como ocurre en las macroalgas.

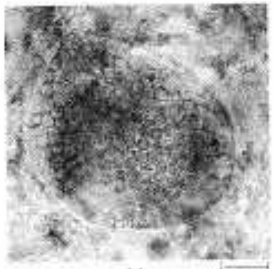
La estructura interna de las macroalgas es compleja. Algunas de ellas incluso tienen células alargadas en el centro de sus cauloides que están modificados para transportar el alimento; estas células son parecidas a las del floema de las plantas vasculares (Figura 15-2). Contienen placas cribosas y son capaces de conducir alimentos rápidamente, a velocidades de hasta 60 centímetros por hora, desde los filoides en la superficie del agua hasta las profundidades poco iluminadas donde están los cauloides y rizoides. El transporte lateral desde las paredes fotosintéticas externas hasta las células internas también se realiza en muchas macroalgas de espesor relativamente importante. El alcohol manitol es el principal material transportado, junto con aminoácidos.

Tal y como se expuso en el Capítulo 14, las algas pardas están estrechamente relacionadas con los crisófitos (división Chrysophyta). Tanto es así que algunos científicos empiezan a considerar que estos dos grupos deberían unirse en una sola división. Las características que relacionan estos dos grupos se exponen en la Tabla 14-1 (página 233). Algunos crisófitos ciertamente se asemejan a los antepasados unicelulares que habrían originado a las algas pardas.

Los ciclos biológicos de la mayoría de las algas pardas incluyen una alternación de generación y, por lo tanto, una producción de esporas mediante meiosis

ciclo biológico como el expuesto en la Figura 15-14. Dos especies de este género, que no tienen reproducción sexual, forman las grandes masas flotantes libres del Mar de los Sargazos; las demás se hallan fijas en las rocas a lo largo de la costa.

15-11
Ectocarpus, *una alga parda que tiene filamentos ramificados simples. Esta microfotografía de* Ectocarpus silicosus *muestra los esporangios uniloculares (las estructuras claras, cortas y redondeadas) y los esporangios pluriloculares (las estructuras más largas y oscuras), que se originan en los esporófitos. La meiosis tiene lugar en el esporangio unilocular; en esta microfotografía ya han liberado sus zoosporas. Ectocarpus crece en aguas poco profundas y estuarios en todo el mundo, desde las aguas gélidas del ártico y del antártico hasta los trópicos.*



(a)

(b)

15-12
Algunas algas pardas como las agrupaciones gigantes de Macrocystis pyrifera *han desarrollado tubos cribosos comparables a los de las plantas vasculares.* (a) *Sección transversal donde se puede ver una placa cribosa.* (b) *Sección longitudinal de parte de un cauloide, con tubos cribosos. En esta imagen las placas cribosas aparecen engrosadas porque están cubiertas con una sustancia de la pared celular, la calosa.*

(ver Figura 10-11c, página 163). Los gametófitos de las algas pardas producen estructuras reproductoras pluricelulares llamadas *gametangios pluriloculares*, que pueden actuar como gametangios femeninos o masculinos o bien producir esporas haploides flageladas que producen nuevos gametófitos. Los esporófitos son diploides y producen tanto *esporangios pluriloculares* como *esporangios uniloculares* (ver Figura 15-11). Los esporangios pluriloculares producen zoosporas diploides que a su vez producen nuevos esporófitos. Se produce meiosis en el esporangio unilocular, dando lugar a zoosporas haploides que germinan para producir gametófitos.

En *Ectocarpus*, el gametófito y el esporófito son parecidos en cuanto a tamaño y forma (isomorfos). Muchas de las grandes algas pardas sufren una alternación de generaciones heteromorfa –un gran esporófito y un gametófito microscópico, como sucede en *Laminaria* (Figura 15-13). En *Laminaria*, los esporangios uniloculares se producen en la superficie de los filoides maduros. La mitad de las zoosporas que producen se convierten en gametófitos masculinos y la otra mitad en gametófitos femeninos. Los gametangios pluriloculares producidos en estos gametófitos han sido modificados durante el curso de la evolución hasta convertirse respectivamente en anteridios unicelulares, cada uno de los cuales libera un único espermatozoide y oogonios unicelulares con una sola ovocélula cada uno. La ovocélula fecundada de *Laminaria* permanece unida al ga-

15-13
Ciclo biológico del alga marina gigante Laminaria. *Como en la mayoría de las algas pardas,* Laminaria *tiene una alternación de generaciones heteromorfa en donde el esporófito es claramente visible. Después de la meiosis en el esporangio se producen zoosporas haploides móviles. A partir de estas zoosporas crecen los gametófitos microscópicos filamentosos, que a su vez producen los espermatozoides móviles y las oocélulas inmóviles. En las algas pardas más sencillas, el esporófito y el gametófito son generalmente similares; tienen una alternación de generaciones isomorfa.*

15-14
En Fucus, los gametangios se forman en compartimentos sacos especializados (conceptáculos), que se encuentran en áreas fértiles (receptáculos), en los extremos de las ramas de los individuos diploides. La meiosis es seguida inmediatamente por la mitosis para dar origen a 8 oocélulas por oogonio y 64 espermatozoides por anteridio. Finalmente las oocélulas y los espermatozoides son liberados al agua, donde tiene lugar la fertilización. La meiosis es gamética, y el zigoto se convierte directamente en un nuevo individuo diploide.

USOS ECONÓMICOS DE LAS ALGAS

En diversos lugares del mundo, especialmente en el extremo oriente, la gente consume algas rojas y pardas. Las

metófito femenino y se convierte en un nuevo esporófito. En varios de los géneros de algas pardas, las moléculas que secretan los gametos femeninos para atraer a los gametos masculinos son hidrocarburos de

grandes algas pardas ("kombu") se comen normalmente como verduras en China y Japón; a veces son cultivadas pero en su mayoría son recolectadas de poblaciones naturales. Muchos habitantes del Pacífico norte consumen *Porphyra* ("nori"), un alga roja que se ha cultivado en Japón y en China durante siglos. La industria del nori actualmente ocupa a más de 30 000 personas sólo en Japón y tiene un volumen de negocio de más de 20 millones de dólares anuales. Se consumen otras especies de algas rojas en las islas del Pacífico y en las costas del Atlántico norte. Las algas generalmente no son una fuente valiosa de hidratos de carbono porque el hombre, al igual que muchos animales, no tiene los enzimas necesarios para digerir la mayor parte de los materiales de las paredes celulares, como la celulosa. Las algas, sin embargo, sí proveen de sales necesarias, así como de un importante número de vitaminas y de oligoelementos, y por lo tanto son valiosas como alimentos complementarios. Algunas algas verdes, como Ulva, la lechuga de mar, también se consumen como verdura fresca.

En muchas regiones del norte de las zonas templadas, las grandes algas pardas son cosechadas para producir cenizas, que son ricas en sales sódicas y potásicas y son, por tanto, útiles en diversos procesos industriales. También se produce yodo comercialmente rentable a partir de estas algas. Las algas son muchas veces recolectadas y utilizadas directamente como abono.

Los alginatos, que son un grupo de sustancias derivadas de las grandes algas pardas como *Macrocystis*, se utilizan como agentes espesantes y estabilizadores coloidales en las industrias alimentarias, textiles, de cosméticos, farmacéuticas, papeleras y también en soldaduras. Cerca de la costa oeste de los Estados Unidos, los lechos de *Macrocystis* pueden ser cosechados varias veces al año con sólo recolectar justo debajo de la superficie del agua. Actualmente se están realizando esfuerzos para cultivar estas algas marinas gigantes a gran escala.

Una de las aplicaciones comerciales directas más útiles de cualquier alga es la preparación de agar, que se obtiene a partir de una sustancia mucilaginosa que se extrae de las paredes celulares de varios géneros de algas rojas. El agar se utiliza para la fabricación de las cápsulas que contienen medicamentos y vitaminas, para hacer moldes dentales, como sustancia base de los cosméticos, y como medio de cultivo para bacterias y otros microorganismos. También se usa como agente antideshidratante en productos de pastelería, en la preparación de jaleas y postres de elaboración instantánea, y como un conservante temporal en carnes y pescado en las regiones tropicales. Se produce agar en muchos lugares del mundo, pero Japón es el principal productor. Un coloide de las algas de características similares llamado carraguín se usa con preferencia al agar como estabilizador de emulsiones como las pinturas, cosméticos y productos lácteos. En las Filipinas, el alga roja *Eucheuma* se cultiva a escala comercial como fuente de carraguín.

(a)

(b)

(c)

(a) *Un bosque de algas pardas gigantes* (Macrocystis pyrifera) *creciendo en la costa de California.* (b) *Recolección manual del alga* Nudaria *en Japón con la ayuda de cuerdas sumergidas.* (c) *Un recolector de algas trabajando en las aguas cercanas a la costa de California. Las cuchillas de la parte trasera del buque se sumergen 3 metros bajo el agua. El buque navega hacia atrás a través del lecho de algas. El material recolectado se traslada mediante cintas transportadoras a un depósito en el mismo barco.*

cadena abierta con uno o más enlaces dobles.

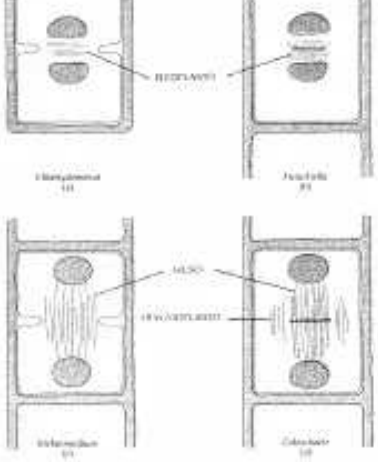
Fucus tiene un ciclo biológico singular (Figura 15-14), donde la meiosis es gamética y produce directamente los gametos (ver Figura 10-11b, página 163). La meiosis zigótica, que caracteriza a dos grandes clases de algas verdes, no se produce en las algas pardas.

ALGAS VERDES: DIVISIÓN CHLOROPHYTA

Las algas verdes son el grupo de algas más diverso, tanto en lo que se refiere a su forma como a su desarrollo. El grupo comprende al menos 7000 especies. Aunque la mayoría de las algas son acuáticas, se pueden encontrar en una gran variedad de hábitats, incluyendo la superficie de la nieve, la corteza de los árboles, el suelo, y en simbiosis con líquenes, protozoos e hidras. Algunas algas verdes –como algunas especies del género unicelular *Chlamydomonas* que se encuentran en la superficie de la nieve, o *Trentepohlia*, un alga filamentosa que crece en las ramas de los árboles– producen grandes cantidades de carotinoides para protegerse de la luz intensa. Debido a la presencia de estos pigmentos accesorios, frecuentemente aparecen de color rojo o anaranjado. La mayoría de las algas verdes acuáticas se encuentran en agua dulce, pero unos pocos grupos son únicamente marinos. Muchos de los miembros de esta división son microscópicos, pero algunas de las especies marinas son grandes; *Codium magnum* de México, por ejemplo, en ocasiones llega a medir 25 centímetros de grosor y más de 8 metros de longitud.

Los clorófitos tienen varias características importantes que los hacen parecidos a las plantas. Tienen clorofilas *a* y *b*; almacenan almidón y dentro de los plastos (las algas verdes y las plantas son los dos únicos grupos que lo hacen) y tienen sólidas paredes celulares compuestas, en algunos géneros, por polisacáridos como la celulosa, con una matriz de hemicelulosas y sustancias pécticas incorporadas en ella. Además, los detalles de la manera en que los cuerpos basales están asociados con los flagelos en las células espermáticas de las plantas son semejantes a los de ciertas algas verdes, fundamentando la hipótesis de que los dos grupos están directamente relacionados. Por estas y otras razones, se cree que las algas verdes son el grupo a partir del cual se originaron las plantas.

Investigaciones detalladas con microscopio electrónico han corroborado en gran manera la impresión general de que las algas verdes son un grupo muy diverso. Los miembros de esta división comprenden varias líneas evolutivas que han derivado independientemente a partir de antepasados verdes, flagelados y unicelulares. Aunque las características de sus cloroplastos son uniformes, las algas verdes son, sin embargo, muy diversas. Si este grupo tuvo un antepasado común, probablemente era un flagelado con escamas que, a lo largo de la evolución, se fusionaron para formar una pared celular sólida. Las algas verdes flageladas unicelulares con estas características primitivas están incluidas en la clase Micromonadophyceae.

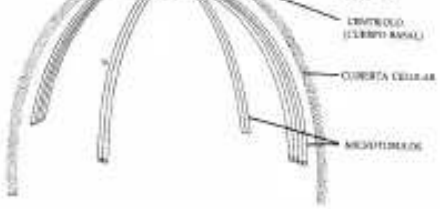


15-15
División celular en dos clases de la división Chlorophyta. En la clase Chlorophyceae, (a) *y* (b)*, el huso está ausente (no persistente) y los núcleos hijos, que están relativamente próximos entre sí, están separados por ficoplastos.* (a) *División celular por formación de un surco.* (b) *División celular mediante la formación de una placa celular. En la clase Charophyceae,* (c) *y* (d)*, el huso persiste y los núcleos hijos están relativamente alejados entre sí.* (c) *División celular por formación de un surco;* (d) *fragmoplasto presente y división celular por formación de una placa celular. Las Ulvophyceae tienen un huso persistente como las Charophyceae, pero el huso no prolifera hasta formar un fragmoplasto.*

División celular en las algas verdes

Los miembros de la clase más grande de las algas verdes, Clorophyceae, presentan un tipo particular de división celular, en la que interviene un ficoplasto (Figura 15-15). En estas algas, los núcleos hijos se mueven uno hacia el otro mientras que el huso, no persistente, se colapsa y un nuevo sistema de microtúbulos, el *ficoplasto*, se desarrolla paralelo al plano de la división celular. Presumiblemente, el papel del ficoplasto es el de asegurar que el surco de la división pase entre los dos núcleos hijos. La membrana nuclear persiste durante toda la mitosis. Si se trata de células móviles, los flagelos quedan insertados en el extremo anterior

asemejan a esta estructura. Los flagelos de las Charophyceae son laterales o subapicales (insertados cerca pero no en el mismo ápice) y se extienden lateralmente en ángulo recto desde la célula. Sin embargo, los flage-



15-16
Diagrama de la conformación en cruz de los microtúbulos, asociada con los centriolos flagelares, que es característico de las algas verdes de la clase Chlorophyceae.

15-17
Microfotografía al microscopio electrónico de la porción anterior de un espermatozoide del alga verde Coleochaete, donde se aprecia la estructura de múltiples capas cerca de las mitocondrias. Una capa de microtúbulos se extiende desde la estructura de múltiples capas hasta el extremo posterior de la célula y funciona como un citoesqueleto para estas células carentes de pared celular. Las membranas de la célula y del flagelo están cubiertas por una capa de pequeñas escamas en forma de diamante.

los flagelos tienen un sistema de raíces flagelares internas ordenadas siguiendo una disposición en forma de cruz con cuatro bandas estrechas de microtúbulos (Figura 15-16). Estas bandas de microtúbulos se originan en los cuerpos basales anteriores o cerca de ellos.

En otras algas verdes, la estructura del huso persiste durante la división celular y, en algunos de éstos, se forma un *fragmoplasto*. Los microtúbulos de un fragmoplasto están orientados perpendicularmente al plano de división celular (Figura 15-15). El huso permanece hasta que se "rompe", ya sea por el crecimiento de la lámina media –que se origina en la región central de la célula y crece hacia afuera, hacia los márgenes de la célula– o por formación de un surco. Esta clase de división celular es menos especializada que aquella en la que interviene un ficoplasto, una estructura que evolucionó junto con las algas verdes. El tipo de división celular es de gran importancia para la clasificación de las algas verdes.

Clasificación de las algas verdes

Una clase de algas verdes que comprende pocas especies, las algas unicelulares Micromonadophyceae, que son células flageladas con placas en la pared o bien desnudas, conservan lo que se cree que son muchas de las características ancestrales de la división. Aparte este grupo, los ficólogos actuales dividen las algas verdes en cuatro clases, cada una de las cuales se cree que representa una línea evolutiva diferente. Una de éstas, las Pleurastrophyceae (ver el ensayo de la página 274), es un pequeño grupo que no consideraremos con detalle, ya que las otras tres clases son grupos grandes e incluyen muchos organismos que nos son familiares.

Los tres grupos mayoritarios de algas verdes –Charophyceae, Ulvophyceae y Chlorophyceae– difieren unos de otros en varias características fundamentales. En las Chlorophyceae, que tienen un ficoplasto, las fibras del huso siempre se acortan durante la anafase mitótica, mientras que en Charophyceae y Ulvophyceae generalmente no ocurre así. En estas dos últimas clases, la membrana nuclear se desintegra al iniciarse la mitosis, como ocurre en las plantas; en las Chlorophyceae, la membrana nuclear persiste durante toda la mitosis. Cada clase incluye células independientes flageladas que pueden ser organismos unicelulares completos en Chlorophyceae y que son células reproductoras en las otras dos clases. Los antiguos miembros originarios de cada clase eran sin lugar a duda flagelados unicelulares, a partir de los cuales se desarrollaron organismos pluricelulares de forma independiente en cada clase.

Charophyceae y Chlorophyceae crecen generalmente en agua dulce, mientras que las Ulvophyceae son predominantemente marinas. Las células móviles existentes en los miembros de estas tres clases difieren apreciablemente; las de Charophyceae son asimétricas, las de las otras dos clases tienen simetría radial o su

los de Chlorophyceae y Ulvophyceae son apicales y se dirigen hacia adelante (Figura 15-17).

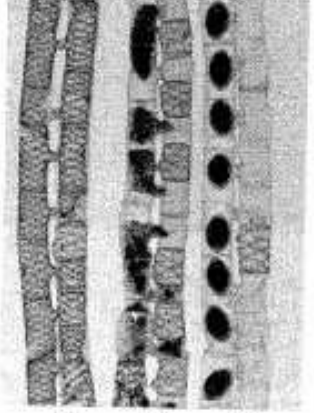
Internamente, las células de las Charophyceae tienen un sistema de microtúbulos en forma de banda ancha y plana. Esta banda se origina en una estructura de múltiples capas cerca de los cuerpos basales, que están en posición lateral, y se irradia hacia abajo, hacia el interior de la célula. Encontramos la misma clase de estructura en los espermatozoides móviles de las plantas. Además, las Charophyceae sintetizan en los peroxisomas el enzima fotorrespiratorio glicolato oxidasa. Por otra parte se sabe que, además de los Charophyceae, sólo se encuentra en los peroxisomas de las plantas, aunque lo podemos encontrar fuera de los peroxisomas en unas pocas algas verdes no clorofíceas. Teniendo en cuenta estas y otras similitudes, las Charophyceae están más estrechamente relacionadas con las plantas que las otras clases de algas verdes, de modo que la forma viva más parecida a los antepasados de las plantas debería encontrarse entre los miembros de la clase Charophyceae.

En la reproducción sexual de las Charophyceae y las Chlorophyceae siempre se forma un zigoto de resistencia (zigóspora) y la meiosis es zigótica (ver Figura 10-11a, página 163). Por el contrario, la reproducción sexual de las Ulvophyceae frecuentemente implica una alternación de generaciones y una meiosis espórica, y los zigotos de resistencia raramente se producen. En términos de sus ciclos biológicos, las Ulvophyceae parece que son las más evolucionadas de estas clases y las Charophyceae las más primitivas.

Clase Charophyceae

Las Charophyceae están formadas por géneros unicelulares, de pocas células, filamentosos y parenquimatosos. La relación entre ellos se hace patente por sus muchas similitudes estructurales y bioquímicas. Éstas incluyen sus células flageladas asimétricas, con flagelos laterales o subapicales que se extienden en ángulo recto con respecto a sus células; su meiosis zigótica y la producción de zigósporas de resistencia; la presencia de una estructura constituida por múltiples capas en las células móviles; y las características de su división celular. Todas las Charophyceae tienen un huso mitótico persistente, y algunas de ellas desarrollan un fragmoplasto que ayuda en la formación de la nueva placa celular.

Spirogyra (Figura 15-18) es un conocido género de Charophyceae filamentoso no ramificado, que a menudo forma masas flotantes espumosas o viscosas en hábitats de agua dulce. Cada filamento está rodeado por una funda viscosa al tacto. El nombre *Spirogyra* se debe a la disposición helicoidal de uno o más cloroplastos acintados que se encuentran en cada una de las células uninucleadas. Los cloroplastos contienen numerosos *pirenoides*, que son regiones diferenciadas que representan centros de formación de almidón en las



15-18
(a) La reproducción sexual en Spirogyra tiene lugar después de la formación de tubos de conjugación entre células de filamentos adyacentes. (b) El contenido de las células de la línea – pasa a través de estos tubos hasta penetrar en las células de la línea +. (c) Se produce singamia entre estas células; el zigoto resultante desarrolla una pared celular gruesa y resistente y entonces se le llama zigóspora. Los filamentos vegetativos de Spirogyra son haploides, y se produce meiosis durante la germinación de las zigósporas, como ocurre en todas las Charophyceae.

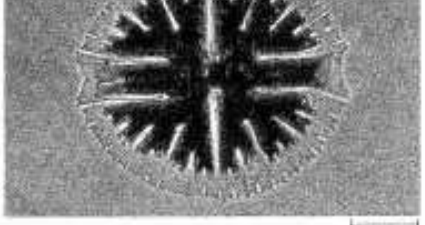
algas verdes. Los pirenoides se encuentran frecuentemente en las algas pero no están presentes en la gran mayoría de los cloroplastos de las plantas superiores. Investigaciones recientes han demostrado que en otras dos algas verdes el pirenoide es una región dentro del cloroplasto donde se concentra el enzima RuBP carboxilasa (ver página 106). Los pirenoides pueden también estar asociados a la conversión de azúcares en almidón, ya que generalmente se encuentran depósitos de almidón alrededor de ellos.

La reproducción asexual tiene lugar en *Spirogyra* mediante división celular y fragmentación. No hay células flageladas en ninguno de los estadios de su ciclo biológico. Morfológicamente, la reproducción sexual en *Spirogyra* puede ser definida como isogamética. Sin embargo, durante la reproducción sexual uno de los isogametos se comporta como un gameto masculino migrando a través de un tubo de conjugación para fundirse con el otro isogameto. La meiosis es zigótica y

a su división celular; esto es, tienen un fragmoplasto y una cubierta nuclear que se desintegra al iniciarse la mitosis. Además son oógamas como las plantas superiores. Ninguno de los dos grupos, sin embargo, es un

incluyen una serie de adaptaciones bioquímicas y estructurales útiles en el hábitat terrestre, sugieren la manera en que probablemente evolucionaron las plantas.

El orden Charales es un segundo grupo de Cha-



15-19
En este desmidial, una especie de Micrasterias, *cada célula está profundamente constreñida, como en la mayoría de los miembros de este gran grupo de Charophyceae unicelulares de agua dulce.*

da como resultado la formación de zigósporas de resistencia, ocurre en todas las Charophyceae.

Los desmidiales son un amplio grupo de algas verdes de agua dulce emparentadas con *Spirogyra*; al igual que *Spirogyra*, no tiene células flageladas. Algunos desmidiales son filamentosos, pero la mayoría son unicelulares. La estructura de la célula en los desmidiales es particular ya que la pared celular tiene dos partes claramente definidas con una estrecha constricción —el istmo— que las separa (Figura 15-19). En la división celular de los desmidiales, al igual que en *Spirogyra*, implica la formación de un huso que el número de especies pertenecientes a este grupo de desmidiales se acerca a los 10 000.

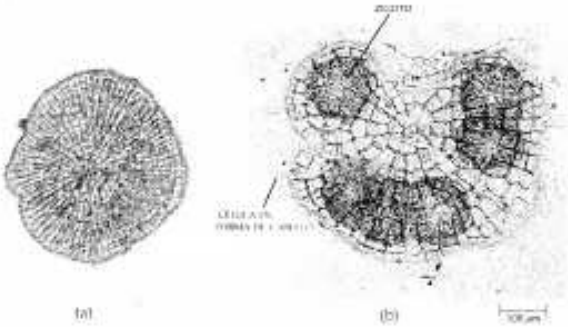
Charophyceae parecidas a las plantas

Los dos grupos de algas verdes que se tratarán aquí son los que más se parecen a las plantas en lo que se refiere antepasado directo de las plantas, porque cada uno de ellos está demasiado especializado en ciertos aspectos. Las plantas probablemente derivaron de un miembro extinguido de las Charophyceae, dadas las grandes similitudes entre estos dos grupos.

El primer grupo de Charophyceae que consideraremos en relación con la ascendencia de las plantas es el orden Coleochaetales, que incluye algunos géneros filamentosos, otros ramificados, otros discoidales (con forma de disco), y algunos unicelulares. *Coleochaete*, que crece en la superficie de plantas sumergidas de agua dulce, es particularmente complejo (Figura 15-20; ver también Figura 15-17). Estas algas se reproducen asexualmente mediante zoósporas; sus zigotos están protegidos por una capa de células estériles, que se forma después de la fecundación. Los individuos de *Coleochaete* pueden consistir en una masa de filamentos de ramificación dicotómica, o pueden ser de forma discoidal. Las células vegetativas son uninucleadas, con un gran cloroplasto y uno o más pirenoides. La división celular se da en los extremos de los filamentos o bien en los márgenes del disco, dependiendo de la forma del alga.

Históricamente *Coleochaete* ha sido considerado como un posible antepasado de las plantas. Algunas especies son parenquimatosas y crecen mediante un meristema que rodea el margen del disco. La reproducción es por oogamia y los zigotos están protegidos por una capa de células. Al igual que algunas Charophyceae, *Coleochaete* también se parece a las plantas en la presencia de fragmoplastos, en el hecho de que el enzima fotorrespiratorio glicolato oxidasa se halla localizado en los peroxisomas, y en la estructura de múltiples capas asociada a los flagelos de sus células reproductoras (Figura 15-17). Además, hay ciertos fósiles, de aproximadamente la misma época en que las plantas empezaron a evolucionar, que parecen tener características similares a *Coleochaete* (Figura 15-21). Aunque *Coleochaete* no parece haber sido el mismo el antepasado de las plantas superiores, sus características, que

15-20
(a) *Coleochaete, recogida del tallo de una angiosperma acuática de aguas poco profundas de un lago.* (b) *Los individuos de esta especie de* Coleochaete *están formados por un disco parenquimatoso, que generalmente es del grosor de una sola célula. Las células grandes son zigotos que están protegidos por una cubierta celular. Las células filamentosas que se extienden desde el disco están enfundadas en la base; "Coleochaete" significa "cabello enfundado". Se cree que estos cabellos desaniman a los animales acuáticos en su intención de alimentarse del alga.*



de generaciones con meiosis espórica; a diferencia de las otras dos clases descritas con detalle en este libro, las Ulvophyceae raramente producen zigósporas de resistencia.

te han perdido esta característica durante el curso de la evolución.

Otro miembro de esta línea evolutiva es *Ulothrix*, un alga común en riachuelos de agua fría, charcas y lagos.

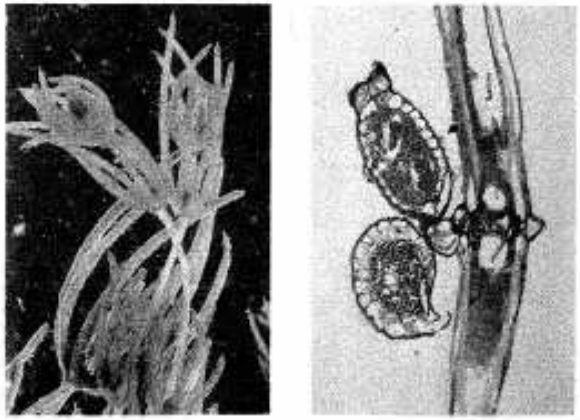
15-21
Parka decipiens, *un fósil del Devónico tardío, hace unos 380 millones de años, se parece mucho a* Coleochaete *en su forma, estructura del tejido y bioquímica. Este organismo muestra muchas características que sugieren que debe estar relacionado con el grupo de organismos acuáticos que con el tiempo dieron lugar a los briófitos y a las plantas vasculares.*

rophyceae parecidos a las plantas (Figura 15-22). Estas algas verdes características crecen en agua dulce o salobre. Algunas de ellas tienen paredes celulares fuertemente calcificadas y consecuentemente están bien representadas por fósiles. Hay unas 250 especies vivientes. Por lo que se refiere a su patrón de crecimiento, las carales son complejas: tienen crecimiento apical, como las plantas, y diferenciación en zonas nodales e internodales. En las zonas nodales hay verticilos de ramas cortas; las zonas internodales son cenocíticas. Los espermatozoides de las carales se forman en anteridios multicelulares que son más complejos que los que encontramos en cualquier otro grupo de protistas. Las ovocélulas se forman en oogonios de características diferentes a la de los anteridios. Los espermatozoides son las únicas células flageladas del ciclo biológico de las carales.

Clase Ulvophyceae

Diferentes de las otras clases de algas verdes, las Ulvophyceae son básicamente organismos marinos. Las células flageladas son desnudas o con cubiertas escamadas como las de Charophyceae, pero tienen simetría radial casi perfecta y tienen flagelos apicales dirigidos hacia adelante como los de las Chlorophyceae. Las células flageladas de las Ulvophyceae pueden tener dos, cuatro o muchos flagelos, como las Chlorophyceae; los de las Charophyceae son siempre biflagelados. En cuanto a su división celular, las Ulvophyceae tienen una mitosis interna, en la que persiste la membrana nuclear; el huso persiste durante la citocinesis. Son el único grupo de algas en el que existe alternación

15-22
(a) Chara, *una alga del orden Charales (clase* Charophyceae*) y que crece en aguas poco profundas de lagos templados. En la figura se aprecia claramente su forma de crecimiento bien definida.* (b) *Un segmento de* Chara *donde se aprecian los gametangios: La estructura superior es un oogonio y la inferior es un anteridio.*



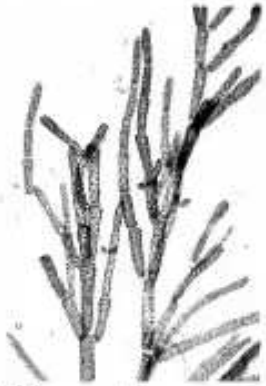
Las Ulvophyceae pueden estar formadas por pocas células, pueden ser filamentosas, pueden formar mantos planos de células, pueden ser parenquimatosas o cenocíticas. Todas las algas verdes complejas y filamentosas que se han examinado con detalle comparten las características de esta clase, que probablemente se originó en el mar, contrariamente a otras clases de algas verdes.

La primera línea evolutiva de las Ulvophyceae está formada por algas filamentosas que tienen grandes células plurinucleadas separadas por septos. De entre éstas, *Cladophora* (Figura 15-23) está ampliamente distribuida tanto en agua dulce como en agua salada. Sus filamentos generalmente forman masas densas que flotan libremente o bien se fijan a las rocas o a la vegetación; se alargan y ramifican cerca de sus extremos. Cada célula contiene un único núcleo y un cloroplasto periférico reticular, con muchos pirenoides. Las especies marinas de *Cladophora* tienen una alternación de generaciones isomorfa; las especies de agua dulce no tienen una alternación de generaciones. Aparentemente sus filamentos están adheridos a las rocas u a otros objetos mediante un pedúnculo (Figura 15-24). Todas las células del filamento son esencialmente iguales en apariencia y contienen un único cloroplasto en forma de anillo, un pirenoide y un núcleo. La reproducción asexual implica la formación de zoósporas con cuatro flagelos; la reproducción sexual se desarrolla mediante isogametos biflagelados. La meiosis tiene lugar antes de que se produzca la germinación del zigoto; el filamento de *Ulothrix* es haploide. Aunque varios grupos de algas verdes que fueron anteriormente clasificados como especies de *Ulothrix* se consideren actualmente miembros de las Chlorophyceae (ver Figura 15-37), *Ulothrix* pertenece a las Ulvophyceae.

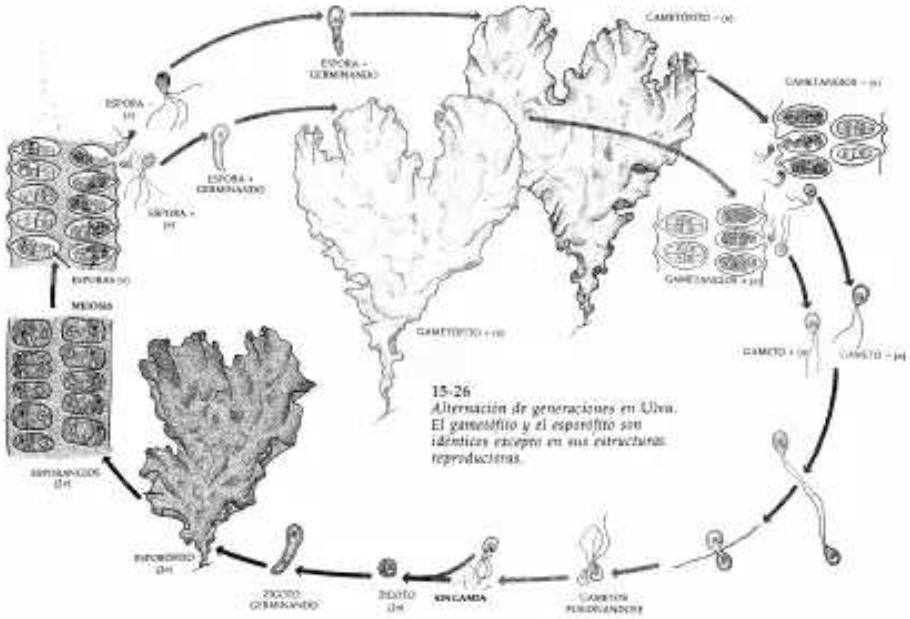
Un segundo tipo de patrón de crecimiento de las Ulvophyceae es el de *Ulva*, conocida comúnmente como lechuga de mar. Esta alga tan común es frecuente a lo largo de las costas templadas de todo el mundo (Figura 15-25). Los individuos de *Ulva* están constituidos por un talo plano y brillante (un cuerpo vegetativo simple y relativamente poco diferenciado), que tiene dos células de grosor y que puede medir hasta dos metros de longitud en ejemplares especialmente grandes. El talo está anclado al sustrato mediante un pedúnculo formado por las protuberancias de las células basales. Cada célula del talo contiene un solo núcleo

15-24
Ulothrix, un miembro filamentoso no ramificado de la clase Ulvophyceae. El filamento de la izquierda con contenidos densos es un esporangio donde se están formando las zoósporas. Los otros filamentos son vegetativos. Se puede apreciar un pedúnculo en el filamento de la derecha.

15-25
La lechuga de mar, Ulva, un miembro común de la clase Ulvophyceae que crece en las rocas, montículos y lugares similares de aguas marinas poco profundas de todo el mundo.



15-23
Cladophora, *un miembro de la clase Ulvophyceae, que se halla ampliamente diseminado en hábitats marinos y de agua dulce. Las especies marinas tienen una alternación de generaciones como la mayoría de las Ulvophyceae, mientras que las especies de agua dulce no. (a) Filamentos ramificados de* Cladophora. *(b) Porción de un filamento ramificado. (c) Parte de una célula individual, donde se aprecia el cloroplasto reticular. (d) Inicio de la ramificación en el extremo apical de una célula. (e) Un individuo de* Cladophora *creciendo en un riachuelo apacible en California.*

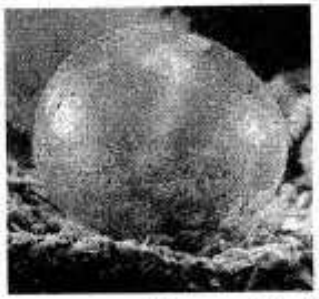


15-26
Alternación de generaciones en Ulva. El gametófito y el esporófito son idénticos excepto en sus estructuras reproductoras.

latus producen oxígeno más rápidamente de lo que habitualmente consume el molusco.

Recientemente se ha descubierto que al menos un género de alga verde sifonal, *Halimeda* (Figura 15-28), contiene un metabolito secundario que reduce signifi-

(a)



(b)

(c)

15-27
Tres géneros de algas verdes sifonales (clase Ulvophyceae). (a) Una especie de Codium, *abundante a lo largo de la costa atlántica. (b)* Valonia, *común en aguas tropicales; los individuos frecuentemente alcanzan el tamaño de un huevo de gallina. (c)* Acetabularia, *un alga verde sifonal con forma de seta. El alga verde sifonal que se aprecia al fondo es* Dasycladus. *Esta fotografía fue tomada en las Bahamas.*

y un cloroplasto. *Ulva* tiene reproducción anisógama y presenta una alternación de generaciones isomorfa como la de muchas Ulvophyceae (Figura 15-26).

Las algas del orden marino de las Sifonales (caracterizadas por grandes células cenocíticas ramificadas que raramente están septadas) se desarrollan a partir de divisiones nucleares repetidas sin la formación de paredes celulares (Figura 15-27). *Codium magnum*, mencionado anteriormente, es un miembro de este orden. Sólo se producen células con pared en la fase reproductora de las Sifonales. Una de estas algas, *Valonia*, que es común en aguas tropicales, ha sido ampliamente utilizada en estudios sobre paredes celulares y en experimentos fisiológicos en los que se requiere una gran cantidad de material celular. *Valonia* tiene aspecto de ser unicelular pero es en realidad una gran vesícula plurinuclear, con rizoides diferenciados y ramificaciones jóvenes (Figura 15-27b); crece hasta el tamaño de un huevo de gallina. Una de las Sifonales más conocidas es *Acetabularia* (Figura 15-27c), que ha sido ampliamente utilizada en experimentos sobre el control genético de la diferenciación. Las Sifonales son básicamente diploides; los gametos son las únicas células haploides de su ciclo biológico.

Los cloroplastos de algunas algas verdes sifonales, como *Codium*, son simbiontes en los cuerpos de los nudibranquios, moluscos marinos sin concha. Los nudibranquios se alimentan del alga, y sus cloroplastos persisten y se dividen en las células que revisten la cámara respiratoria del nudibranquio. En presencia de luz, estos cloroplastos fotosintetizan tan eficientemente que los individuos del nudibranquio *Placobranchus oce-*

15-28
Halimeda. *Un alga verde sifonal que frecuentemente domina los arrecifes de las aguas más cálidas en todo el mundo. Estas algas producen compuestos de sabor desagradable que evitan que los peces y otros herbívoros marinos las consuman.*

cativamente su consumo por peces herbívoros. Este metabolito representa aparentemente una defensa química en esta alga tropical tan ampliamente distribuida, que en muchas ocasiones es el organismo fotosintético más abundante en las comunidades de los arrecifes donde crece. Estos compuestos tóxicos parece que están ampliamente distribuidos en las algas y cada año se descubren nuevos.

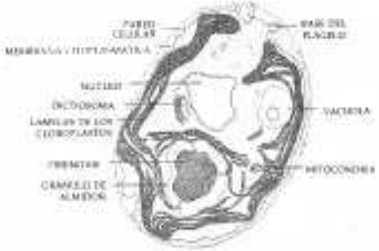
Clase Chlorophyceae

La mayoría de las algas verdes pertenecen a este grupo tan diversificado, que tienen un tipo de división celular en el que participa un ficoplasto. Esta característica única indica que ningún otro grupo de organismos ha evolucionado a partir de miembros de esta clase de algas verdes. Las Chlorophyceae incluyen algas unicelulares flageladas y no flageladas, algas de pocas células, algas coloniales móviles y no móviles, algas filamentosas, y algas parenquimatosas. Los miembros de esta clase crecen principalmente en agua dulce, aunque algunas especies planctónicas unicelulares lo hacen en las costas marinas. Unas pocas Chlorophyceae son esencialmente terrestres, creciendo en hábitats como el suelo o la madera.

Chlorophyceae unicelulares móviles

De entre las menos complejas de las Chlorophyceae están estos miembros unicelulares biflagelados, que pertenecen al orden Chlamydomonadales. El más conocido de estos organismos es el género *Chlamydomonas*, que es una de las algas verdes de agua dulce más comunes. Los individuos de esta especie son pequeños (generalmente de menos de 25 micrómetros de longitud), verdes, y redondeados o en forma de pera (Figura 15-29). Se mueven rápidamente, con un característico movimiento convulsivo que es el resultado de las sacudidas de dos flagelos lisos idénticos ondulantes que salen del polo más pequeño, el polo anterior. Los flagelos impulsan al organismo a través del agua mediante sacudidas en direcciones opuestas.

Cada célula de *Chlamydomonas* tiene un único cloroplasto grande, que contiene un cuerpo pigmentado rojo —el *estigma*, u ocelo— que puede actuar como un dispositivo para sombrear un punto de percepción de luz. Estudios recientes han revelado que el fotorreceptor de *Chlamydomonas* es homólogo a la rodopsina, un pigmento visual omnipresente en los animales pluricelulares. Se sospecha, pero aún no ha sido probado, que el pigmento visual de los estigmas de los dinoflagelados es también rodopsina. Tales hallazgos sugieren que este pigmento tiene un origen muy antiguo. Los individuos de *Chlamydomonas* son capaces de moverse hacia la luz que posee determinadas intensidades. Recientemente también se ha afirmado que pueden orientarse en un campo magnético, pero dicha orientación debe



15-29
Chlamydomonas, *un alga verde unicelular. Sólo se aprecian las bases de los flagelos en esta microfotografía al microscopio electrónico.*

ser confirmada y los mecanismos que la hacen posible aclarados.

El cloroplasto de *Chlamydomonas* también contiene un pirenoide aproximadamente esférico. El protoplasto uninucleado está rodeado por una fina pared celular formada por glucoproteínas y rica en hidroxiprolina, dentro de la cual está la membrana plasmática. No hay celulosa en la pared celular de *Chlamydomonas*. En el extremo anterior de la célula hay dos vacuolas contráctiles que recogen el exceso de agua de la célula y finalmente la expulsan.

Ante determinadas condiciones ambientales, las células de *Chlamydomonas* se vuelven inmóviles. Las células en este estado generalmente no son flageladas, y sus paredes se vuelven gelatinosas. Cuando las condi-

ciones cambian, los flagelos reaparecen y las células vuelven a nadar libremente.

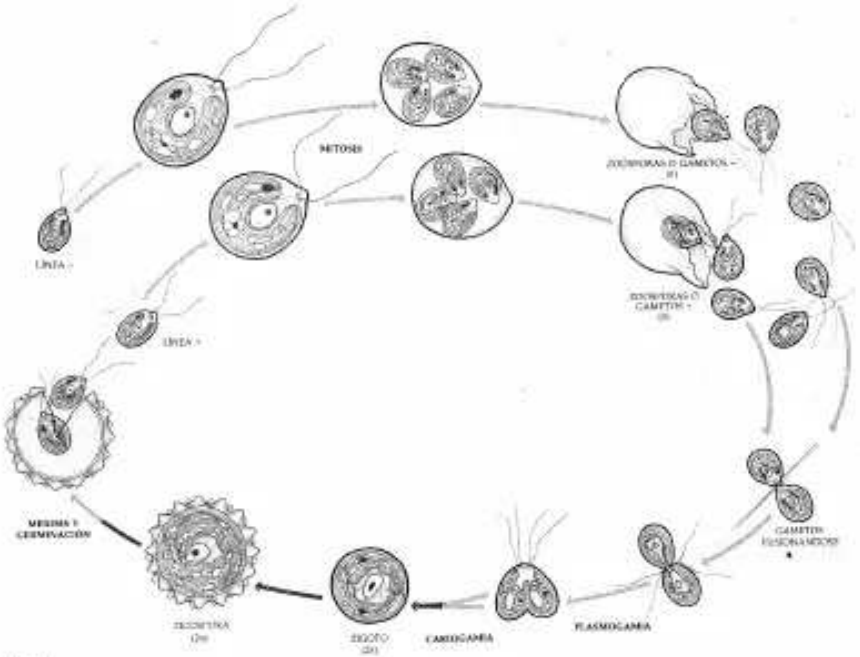
Chlamydomonas se reproduce sexual y asexualmente. Durante la reproducción asexual, el núcleo haploide generalmente se divide por mitosis para producir cuatro

parecen a las células vegetativas, se agregan primero en grupos. Dentro de estas agrupaciones se forman parejas que se unen primero por sus membranas flagelares y después por un delgado filamento protoplasmático que los conecta por la base de sus flagelos. Tan

15-31
Tipos de reproducción sexual, basados en la forma de los gametos; cada uno se encuentra al menos en una especie de Chlamydomonas. *Isogamia: los*

células hijas dentro de la pared celular original. Entonces cada célula hija secreta una pared a su alrededor y desarrolla los flagelos. Después secretan un enzima que desorganiza la pared original, y así pueden liberarse, aunque frecuentemente son retenidas durante cierto tiempo dentro de la pared celular original aunque estén perfectamente desarrolladas. En los antiguos flagelados estas agregaciones de células hijas pueden haber sido los precedentes de los organismos coloniales.

En la reproducción sexual, que se da en algunas especies de *Chlamydomonas*, existe fusión de individuos pertenecientes a tipos reproductivos diferentes (Figura 15-30). La escasez de nitrógeno induce la formación de gametos en las células vegetativas. Los gametos, que se pronto se ha formado esta conexión protoplasmática, los flagelos quedan libres, y uno o ambos empiezan a batir, impulsando así al par de células por el agua. Los dos gametos se fusionan totalmente formando el zigoto. Pronto se acortan los cuatro flagelos y finalmente desaparecen, y se forma una gruesa pared celular alrededor del zigoto diploide. Este zigoto de pared engrosada y resistente (zigóspora) tiene entonces un período de latencia. Al final de este período de latencia se produce una meiosis, dando como resultado cuatro células haploides, cada una de las cuales desarrolla dos flagelos y una pared celular. Estas células pueden dividirse asexualmente o bien unirse a otra célula de otro tipo para producir un nuevo zigoto. De este modo,



15-30
Ciclo biológico de Chlamydomonas. *La reproducción sexual se produce cuando los gametos de los dos tipos se unen. Al principio esta unión se realiza a través de sus membranas flagelares y después mediante un delgado filamento protoplasmático: el tubo de conjugación. Los protoplasmas de las dos células se funden completamente (plasmogamia), seguidamente tiene lugar la unión de sus núcleos (cariogamia). Entonces se forma una pared gruesa alrededor del zigoto diploide. Después de un período de latencia, se produce la meiosis y se liberan cuatro células haploides. La reproducción asexual de los individuos haploides por división celular es la forma más común de reproducción.*

Chlamydomonas tiene una meiosis zigótica (ver Figura 10-11a, página 163). La fase dominante de su ciclo biológico es la haploide.

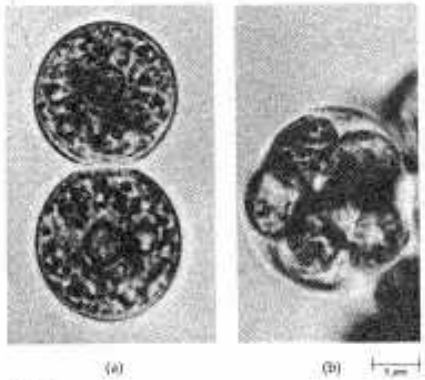
En la mayoría de las especies de *Chlamydomonas*, los dos tipos de células reproductoras (designadas convencionalmente como + y −) son isogaméticas, es decir, idénticas en tamaño y estructura. Además de estas especies isogaméticas hay especies anisogaméticas de *Chlamydomonas* (en las cuales los gametos femeninos son mayores que los masculinos pero aún son móviles) y oogaméticas (en las que el gameto femenino no es móvil) (Figura 15-31). De este modo, todos los tipos de gametos que existen en las algas están representados en las diferentes especies del género *Chlamydomonas*.

Históricamente, *Chlamydomonas* ha sido considerado un género primitivo dentro de las algas verdes, pero comparte varias características evolucionadas con otras Chlorophyceae y no se parece demasiado al antepasado de todas las algas verdes. Sin embargo, las células del mismo tipo que Chlamydomonas sí se asemejan a lo que tienen que haber sido algunas de las líneas evolutivas especializadas de esta misma clase, algunas de las cuales se discutirán bajo los siguientes títulos (1) géneros unicelulares inmóviles, (2) géneros coloniales inmóviles, (3) géneros coloniales móviles, y (4) géneros filamentosos y con parénquima.

Chlorophyceae unicelulares inmóviles

Chlorella es un alga verde unicelular sin flagelos, ni ocelos ni vacuolas contráctiles; los individuos son más redondeados y más pequeños que los de *Chlamydomonas* (Figura 15-32). En la naturaleza, *Chlorella* está ampliamente distribuida tanto en agua dulce como en agua salada así como en el suelo. Cada célula de *Chlorella* contiene un único cloroplasto con forma de vaso, con o sin pirenoide y un único y diminuto núcleo. El único modo de reproducción conocido en *Chlorella* es asexual. Cada célula haploide se divide mediante mitosis dos o tres veces para dar cuatro u ocho células inmóviles.

Chlorella, que es la primera alga que se pudo cultivar, se utilizó mucho en los experimentos que revelaron algunos de los pasos fundamentales de la fotosíntesis.



15-32
Chlorococcum echinozygotum, *es una especie próxima a* Chlorella. Chlorococcum *es el alga más común del suelo. (a) Dos individuos. (b) Formación de esporas asexuales después de la mitosis dentro de la célula.*

15-33
Estas piscinas al aire libre en Sede Boqer en Israel se utilizan en experimentos para determinar la viabilidad comercial de producir proteína a partir de Chlorella. *Aunque el coste es mayor que el de producir la misma cantidad de proteína a partir de la soja, debido en parte a problemas en la distribución de la luz en las piscinas, una experimentación continuada puede que logre finalmente que la producción de proteína a partir de esta alga verde,* Chlorella, *sea rentable.*

ALGAS VERDES SIMBIÓTICAS

Muchas algas, incluyendo las algas verdes, son simbiontes

embarcaciones o plataformas en mar abierto, o incluso en el espacio que es uno de los motivos principales del interés actual por este tipo de investigaciones. Otras algas que producen grandes cantidades de hidrocarburos están también en proceso de investigación para su

15-35
Varias Chlorophyceae coloniales. (a) y (b) Dos imágenes de Gonium, *(c)* Pandorina *y (c)* Eudorina. *En estas algas, células parecidas a las de* Chlamydomonas *se mantienen unidas por una matriz gelatinosa y forman colonias pluricelulares que se desplazan gracias al movimiento de los flagelos de cada una de las células. Podemos encontrar varios niveles de especialización celular en los diferentes géneros.*

de otros organismos. La mayoría de las algas verdes simbióticas se parecen al género *Chlorella* (ver Figura 15-32); podemos encontrarlas viviendo en muchos protozoos de agua dulce, esponjas, hidras, y en algunos gusanos planos. Muchas de estas algas se reproducen por simple división celular y se dividen con las células de sus huéspedes, con los que permanecen en contacto íntimo.

Otra alga verde, *Tetraselmis convolutae*, un miembro de la clase Pleurastrophyceae, se encuentra generalmente en las células subepidérmicas del gusano plano marino *Convoluta roscoffensis*. En el interior de las células del gusano plano, *Tetraselmis* no tiene pared celular y tiene una forma irregular; su membrana plasmática, con su área superficial muy aumentada por unas proyecciones en forma de dedos, está más o menos en contacto con la membrana vacuolar de la célula huésped. Cuando se aísla del gusano plano y se cultiva, *Tetraselmis* tiene pared celular, cuatro flagelos y un ocelo, todo ello inexistente cuando está en estado simbiótico. Otro ejemplo de simbiosis en el que intervienen los cloroplastos de algas verdes se expone en la página 270.

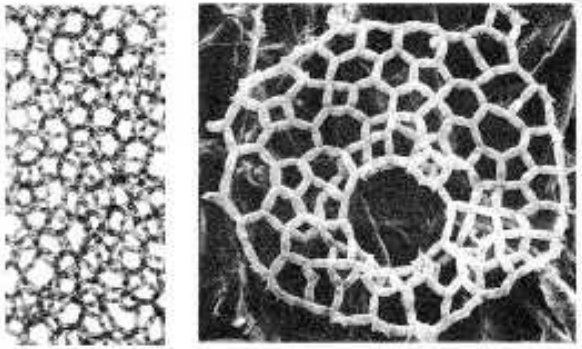
El hecho de que sea fácil de mantener en cultivo hace de ella un organismo ideal para la experimentación. Actualmente se investiga esta alga como una fuente potencial de alimentos para el hombre (Figura 15-33). Se han creado granjas piloto en los Estados Unidos, Alemania, Japón e Israel. Los japoneses han conseguido hacer un extracto de *Chlorella* en forma de polvo blanco insípido, rico en proteínas y vitaminas que puede mezclarse con harina para la preparación de alimentos horneados. Recientemente, *Chlorella* también ha sido investigada como una posible fuente energética; en estos experimentos se hace crecer al alga junto a una bacteria que convierte el almidón producido por el alga en lípidos. Estos sistemas pueden ser utilizados en posible explotación comercial.

Chlorophyceae coloniales inmóviles

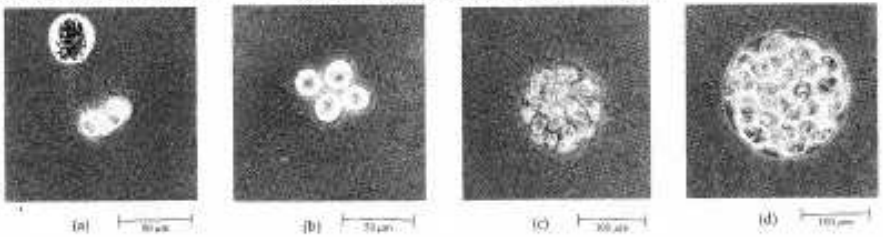
Hydrodictyon, las "telarañas de agua", es un miembro colonial, inmóvil de las Chlorophyceae (Figura 15-34). En condiciones favorables se acumula en grandes masas en charcas, lagos y ríos de aguas lentas. Cada colonia está formada por un gran número de células cilíndricas ordenadas en forma de un gran cilindro hueco. Cada célula es inicialmente uninucleada, pero con el tiempo se vuelven plurinucleadas. En la madurez, cada célula contiene una gran vacuola central y un citoplasma periférico en donde se encuentran el núcleo y un gran cloroplasto reticulado con numerosos pirenoides. *Hydrodictyon* se reproduce asexualmente mediante la formación de zoósporas biflageladas uninucleadas. Finalmente, estas zoósporas se agrupan en unidades de cuatro a nueve (generalmente de seis) dentro de la célula madre cilíndrica, pierden sus flagelos, y forman colonias hijas. La reproducción sexual en *Hydrodictyon* es isogámica y la meiosis es zigótica, como en las Chlorophyceae que presentan reproducción sexual.

Chlorophyceae coloniales móviles

En los géneros coloniales móviles de Chlorophyceae, células parecidas a *Chlamydomonas* se agrupan en colonias que se desplazan mediante el movimiento de los flagelos de las células individuales (Figura 15-35). Los miembros de este grupo se han denominado corrientemente la "línea Volvocina", debido al género *Volvox*, el organismo más complejo y de mayor tamaño con esta estructura colonial (Figura 15-36). En las colonias de algunas algas de este tipo, las células están conectadas



15-34
(a) Hydrodictyon, un miembro colonial con forma de red de las Chlorophyceae. (b) Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una colonia joven de forma aplanada de Hydrodictyon reticulatum.

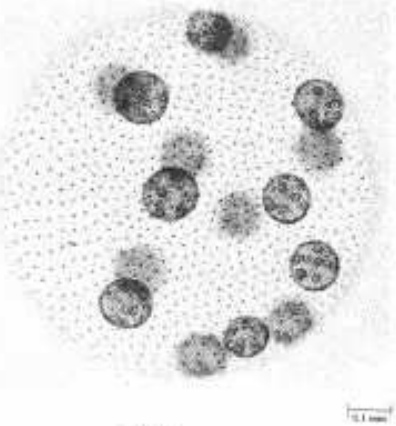


por filamentos citoplasmáticos que hacen posible la integración de todo el organismo. El miembro más sencillo de este grupo es *Gonium* (Figura 15-35a, b). La colonia de *Gonium* está formada por células separadas que se mantienen juntas mediante una matriz gelatinosa. Cada colonia está formada por 4, 8, 16 o 32 células (dependiendo de la especie) dispuestas formando un disco ligeramente curvado y con forma de escudo. Los flagelos de cada célula se mueven independientemente, empujando la colonia entera hacia adelante. Cada célula de *Gonium* puede dividirse para formar toda una nueva colonia.

Un organismo colonial estrechamente relacionado es *Pandorina*, que forma una colonia ovoide o elipsoide fuertemente empaquetada, generalmente consistente en 16 o 32 células unidas por una matriz (Figura 15-35c). La colonia tiene polaridad, con ocelos de mayor tamaño en las células de uno de los lados de la colonia. Cada célula tiene un flagelo y como todos los flagelos están dirigidos hacia el exterior, *Pandorina* rueda por el agua como una pelota. Cuando las células alcanzan su máximo tamaño, la colonia se hunde en el fondo de la charca y cada una de las células se divide para formar una colonia hija. Las colonias hijas se mantienen unidas hasta que todas han desarrollado flagelos. Entonces la matriz original se abre como una caja de Pandora (lo que sugirió su nombre), dejando en libertad nuevas colonias hijas.

Eudorina es otra colonia esférica formada por flagelados verdes, que están en número de 32, 64 o 128 en las especies más comunes (Figura 15-35d). Difiere de *Gonium* y de *Pandorina* en que algunas células de la colonia, que son más pequeñas que las otras y están localizadas en la parte anterior de la misma (respecto al movimiento de la colonia), son incapaces de reproducirse para formar nuevas colonias. Aquí podemos apreciar un principio de especialización en las funciones.

Las más espectacular de estas colonias de algas verdes, sin embargo, es *Volvox* (Figura 15-36). *Volvox* consiste en una esfera vacía formada por una sola capa de 500 a 60 000 células vegetativas biflageladas y unas pocas células reproductivas. El número de células en la esfera varía de una especie a otra. Cuando *Volvox*



15-36
Reproducción sexual en Volvox carteri. *Las aproximadamente 2000 pequeñas células de la periferia de la esfera transparente son las células somáticas parecidas a las de Chlamydomonas; en este especie, las células somáticas no están interconectadas en las colonias maduras como lo están en algunos miembros del género. En el espécimen que se muestra aquí, las células reproductoras del interior del esferoide ya han sufrido división celular para producir esferoides jóvenes, cada uno de los cuales contiene unas 2000 células somáticas diminutas y 16 células reproductoras. Finalmente cada colonia joven abre un paradito hacia el exterior de la colonia original, nada libremente, y el ciclo se vuelve a repetir.*

rueda en el agua, recuerda a un universo formado por estrellas aisladas que giran en un firmamento invisible.

Volvox tiene polaridad; es decir, tiene un polo anterior y otro posterior. Los flagelos de cada célula se mueven de tal manera que hacen girar la colonia entera

tre las sustancias biológicamente activas más potentes conocidas. Así este género (particularmente *V. carteri*) se ha convertido en el foco de una gran cantidad de investigaciones en los últimos años. Como todos sus parientes, *Volvox* es haploide; por lo tanto los genes

15-37
Stigeoclonium, un miembro de las Chlorophyceae que en un principio fue considerado perteneciente al género Ulothrix *(Ulotrichaceae). La división*

alrededor de su eje en la dirección de las agujas del reloj mientras se desplaza hacia adelante (generalmente hacia la luz en la mayoría de los estadios de su ciclo biológico).

La mayoría de las células de la colonia esférica de *Volvox* son estrictamente vegetativas, y las pocas que están implicadas a la reproducción asexual se hallan confinadas al hemisferio posterior y están dispuestas de forma característica. En algunas especies de *Volvox* las células que llegarán a tener una función reproductiva no son claramente diferenciables en las fases juveniles, pero después se distinguen claramente conforme van avanzando los sucesivos ciclos de crecimiento y división. Finalmente estas células reproductoras dan origen a nuevos esferoides hijos, que se liberan del esferoide paterno mediante la liberación de un enzima que disuelve su matriz transparente. En miembros más desarrollados de este género, sin embargo, las células reproductoras asexuales se aislan tempranamente en cada ciclo reproductivo y son en todo momento diferentes estructural y funcionalmente de las células somáticas vegetativas. En estas especies, como en *Volvox carteri* (Figura 15-36), hay una verdadera "división de funciones" entre dos tipos de células mutuamente dependientes. Las células reproductoras inmóviles dependen de las células somáticas no reproductoras móviles para ser transportadas a la superficie, donde pueden abastecerse de la luz y el CO_2 adecuados para la fotosíntesis. Así, las especies más evolucionadas de *Volvox* no son simplemente coloniales como las otras especies del género. Son, por el contrario, pluricelulares y diferenciadas, como las plantas y los animales.

La reproducción sexual en *Volvox* es siempre oogámica, pero se han visto variaciones sustanciales en los detalles del modo como se reproducen las diferentes especies. En algunas especies, tanto las ovocélulas como los espermatozoides pueden ser producidos en un único esferoide. En otras especies, los miembros de un clon genéticamente uniforme (un cultivo derivado asexualmente a partir de un solo individuo) pueden convertirse en esferoides de reproducción sexual –ya sea femenino o masculino– pero no se conocen esferoides que incluyan ambos sexos. En las especies más avanzadas, sin embargo, el sexo está determinado genéticamente, y cada clon producido por reproducción asexual es masculino o bien femenino. En todas las especies que han sido estudiadas, la reproducción sexual es sincronizada en toda la población de las colonias por una molécula inductora sexual. Esta molécula es producida por un esferoide que se ha convertido en sexual por algún otro mecanismo aún poco entendido. Una colonia masculina de *V. carteri* puede producir suficiente cantidad de esta sustancia como para inducir a 500 millones de otras colonias para que se reproduzcan sexualmente.

Volvox es uno de los organismos pluricelulares más simples donde se ilustra más claramente la división de funciones. Los inductores sexuales de *Volvox* están en-

mutantes no son enmascarados por alelos dominantes, y las mutaciones que afectan al desarrollo se detectan fácilmente. Se han aislado cientos de líneas con defectos de desarrollo específicos y heredables y se están estudiando con la esperanza de conocer la manera en que ciertos genes específicos regulan la diferenciación celular.

Resumiendo, la creciente especialización de los miembros de las Chlorophyceae coloniales es evidente por varios motivos. Primero, hay un aumento del número de células y del tamaño de las colonias. Segundo, hay un aumento del nivel de especialización en la morfología y funciones celulares. Finalmente, hay un incremento de la especialización sexual paralelo al que ocurre en el género *Chlamydomonas*. Así, *Gonium* y *Pandorina* tienen reproducción isogámica, mientras que las especies de *Eudorina* y *Volvox* son oogámicas. Sin embargo, esta línea representa claramente un "callejón sin salida" evolutivo ya que no ha dado lugar a ningún grupo de organismos más complejo.

Chlorophyceae filamentosas y parenquimatosas

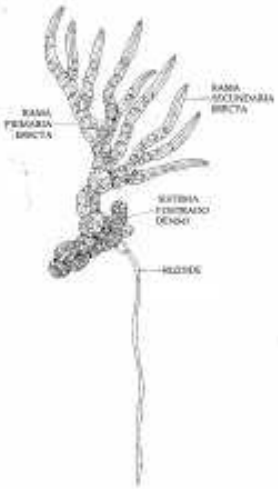
Las Chlorophyceae filamentosas y parenquimatosas, miembros de los órdenes Chaetophorales y Oedogoniales, incluyen algas que tienen las estructuras más complejas de la clase. Sus células, que a menudo están especializadas en funciones o en posiciones determinadas en el cuerpo del alga, están conectadas por plasmodesmos, como las células de las plantas. Aunque muchos géneros de este grupo tienen placa celular (Figura 15-37), al igual que las plantas, también tienen un ficoplasto, como todas las Chlorophyceae, y por lo tanto no pueden ser antepasados de las plantas. Además, la membrana nuclear persiste durante el ciclo mitótico, como ocurre en todas las Chlorophyceae.

De entre las Chlorophyceae filamentosas, *Stigeoclonium* (Figura 15-37) tiene una estructura superficialmente parecida a la de *Ulothrix* (Figura 15-24) pero tiene todas las características de las Chlorophyceae. Los dos géneros, juntamente con otras Chlorophyceae reconocidas actualmente como distintas, fueron en una época consideradas iguales. Sin embargo hoy se las coloca en clases diferentes, gracias a estudios detallados con microscopía electrónica. *Stigeoclonium*, al contrario que *Ulothrix*, tiene filamentos ramificados.

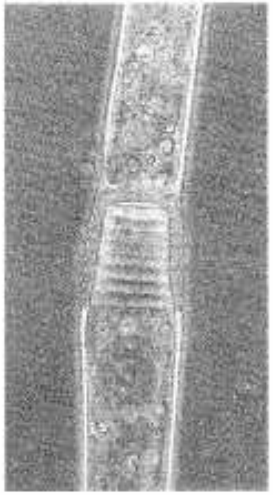
Fritschiella es una alga terrestre parecida a *Stigeoclonium* en la mayoría de sus características microscópicas, pero es más compleja. El cuerpo de *Fritschiella* está formado por rizoides subterráneos, por un sistema parenquimatoso tendido cerca de la superficie del suelo, y por dos clases de ramas erectas (Figura 15-38). *Fritschiella* crece en superficies húmedas como los troncos de los árboles, paredes mojadas, y superficies de las hojas. Al igual que las plantas, se ha adaptado a hábitats terrestres, y tiene algunas de las características que probablemente también tenían los antepasados de las plantas superiores.

con la formación de la placa celular, que está prácticamente completa en el estado de citocinesis que se muestra en esta fotografía al microscopio electrónico. Los núcleos están muy próximos durante la citocinesis porque el huso se colapsa en la telofase de la mitosis precedente. El ficoplasto no es visible con el pequeño aumento de la microfotografía.

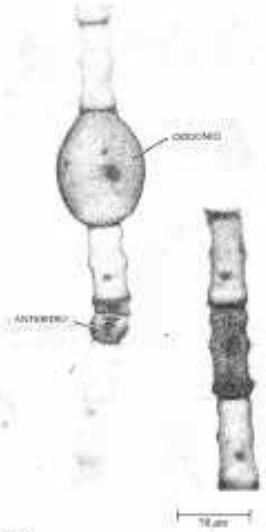
Oedogonium es una alga filamentosa no ramificada; sus individuos se adhieren a las rocas mediante un pedúnculo. *Oedogonium* tiene unas características muy poco comunes, particularmente en lo que se refiere a la división celular. Las células del género tienen un solo núcleo, con un cloroplasto reticular a su alrededor. Mientras se divide una célula de *Oedogonium*, un anillo de material de pared celular, en forma de rosquilla, se forma cerca de su extremo superior (apical). Después de la división nuclear, uno de los núcleos hijos migra hacia el extremo superior de la célula y la pared celular se rompe violentamente precisamente en este anillo. Los materiales del anillo se expanden formando un cilindro, que a su vez formará la pared de la célula hija



15-38
Fritschiella, *un miembro terrestre de las Chlorophyceae. En su adaptación al hábitat terrestre,* Fritschiella *ha desarrollado independientemente algunas de las cualidades que son características de las plantas superiores.*



15-39
Oedogonium, *un miembro filamentoso no ramificado de las Chlorophyceae. Una sección de un filamento vegetativo donde se pueden apreciar los cloroplastos.*



15-40
La reproducción sexual en Oedogonium *es por oogamia. Cada oogonio produce una sola ovocélula, mientras que cada anteridio produce dos espermatozoides pluriflagelados.*

superior, que está cerca del ápice del filamento. Se forma una nueva pared cruzada en el plano del ficoplasto, justo después del extremo de la pared original rota. Como consecuencia de la expansión del anillo, los

en estos aspectos, son idénticas a las plantas. Parece que los antepasados de las algas verdes fueron organismos unicelulares flagelados con escamas. La división comprende al menos cinco clases, tres de las cuales han sido consideradas con detalle en este texto.

Una buena relación de los grupos expuestos en el texto del libro, incluyendo un extenso manual de técnicas de laboratorio para estos organismos.

GRAHAM, LINDA E.: *Coleochaete and the Origin of Land Plants.*

bordes de la célula madre original se doblan hacia afuera, dando lugar a los característicos casquetes o cicatrices anulares (Figura 15-39). Estas cicatrices reflejan el número de divisiones que se han producido hasta el momento.

La reproducción asexual en *Oedogonium* tiene lugar mediante la formación de zoósporas, con una sola zoóspora por célula. Cada zoóspora tiene una corona de unos 120 flagelos. La reproducción sexual es oogámica (Figura 15-40). Cada anteridio produce dos espermatozoides multiflagelados, y cada oogonio produce una sola ovocélula. La meiosis en *Oedogonium* es zigótica, como en todas las Chlorophyceae.

RESUMEN

Las tres divisiones de algas total o parcialmente pluricelulares tratadas aquí son las algas rojas (división Rhodophyta), las algas pardas (división Phaeophyta) y las algas verdes (división Chlorophyta). Los miembros de estas divisiones son casi exclusivamente acuáticos; las algas pardas y rojas son de gran importancia en los hábitats marinos, y las algas verdes son frecuentes en hábitats de agua dulce. Algunos géneros de algas verdes también crecen en el mar, y unos pocos géneros de algas rojas y pardas viven en agua dulce. En todos esos hábitats, los miembros de dichas divisiones de algas tienen un papel ecológico comparable al de las plantas en los hábitats terrestres.

Se cree que las diferentes divisiones de algas tienen su origen en las relaciones simbióticas entre células eucarióticas no fotosintéticas parecidas a los protozoos y bacterias fotosintéticas. En concreto, es verosímil que los cloroplastos de las algas rojas se hayan originado a partir de cianobacterias simbióticas, mientras que los de las algas verdes deben haber derivado de bacterias con características parecidas a las de *Prochloron*. Los cloroplastos paedodonados de las algas pardas (en donde son abundantes la fucoxantifila y otros pigmentos accesorios similares) tienen características parecidas a la bacteria recién descubierta *Heliobacterium chlorum*. Son también muy similares a los cloroplastos de los crisofitos (que se parecen a las algas pardas en muchos aspectos), al igual que a los de los dinoflagelados, un grupo de protistas bien diferente.

Las Rhodophyta (algas rojas) son un grupo particularmente común en las aguas marinas más cálidas. Casi siempre crecen adheridas al sustrato, y algunas viven a grandes profundidades (hasta 268 metros). Contienen ficobilinas, que les da su color característico, así como clorofila *a*.

Las Phaeophyta (algas pardas) incluyen las algas marinas de mayor tamaño y las más complejas. En muchas de ellas el cuerpo vegetativo está bien diferenciado en rizoides, cauloide y filoide. Algunas tienen tejidos conductores de alimento que se asemejan en complejidad a los de las plantas vasculares. Los cloroplastos de las algas pardas contienen clorofilas *a* y *c*, junto con una abundante cantidad de fucoxantina, que les da su coloración de verde oliva a marrón oscuro. El esporofito es generalmente de mayor tamaño que el gametófito.

Las Chlorophyta (algas verdes) es el grupo de algas más grande y diversificado de los tres que se tratan aquí. Probablemente, a partir de ellas evolucionaron las plantas superiores. Sus cloroplastos contienen clorofilas *a* y *b*, junto con carotenoides, y almacenan almidón, su sustancia de reserva.

Las Charophyceae y las Chlorophyceae crecen principalmente en agua dulce, mientras que las Ulvophyceae son generalmente de hábitats marinos. Las tres clases incluyen géneros unicelulares, de pocas células, filamentosos, y parenquimatosos, y las Chlorophyceae incluyen además géneros coloniales móviles y no móviles. Las esporas móviles de las Charophyceae son asimétricas y tienen flagelos laterales o subapicales que se proyectan en ángulo recto, mientras que los de las otras dos clases tienen simetría radial y flagelos apicales.

Tanto en las Charophyceae como en las Ulvophyceae, el huso mitótico persiste durante la telofase; en las Chlorophyceae el huso mitótico se colapsa en la telofase y se desarrolla un ficoplasto. El ficoplasto es un sistema de microtúbulos citocinéticos orientados paralelamente al plano de división celular. En las otras dos clases, el huso es persistente; y en las Charophyceae, hay un fragmoplasto, un sistema de microtúbulos orientados en ángulo recto con respecto al plano de la división celular, tal y como ocurre en las plantas.

En la reproducción sexual de las Charophyceae y de las Chlorophyceae siempre se producen zigósporas de resistencia. Su ciclo se caracteriza por tener meiosis zigótica; en la reproducción sexual de Ulvophyceae existe frecuentemente una alternación de generaciones (meiosis espórica), y casi nunca se forman zigotos de resistencia.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

BOLD, HAROLD C., and MICHAEL J. WYNNE: *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction*, 2a. edición, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1985.

Un detallado manual de consulta sobre las algas, con abundante información sobre todos los grupos, de carácter taxonómico.

BONNEY, A.D.: *A Biology of Marine Algae*, Hutchinson and Co., Ltd., London, 1966*.

Un excelente tratado sobre algas marinas con un enfoque ecológico y fisiológico.

CHAPMAN, A.R.O.: *Biology of Seaweeds: Levels of Organization*, University Park Pres, Baltimore, Md., 1979*.

Una visión biológicamente orientada de las algas marinas verdes, pardas y rojas; los temas tratados van desde la ultraestructura y función celular, hasta la ecología de las comunidades.

CHAPMAN, V.J. and D.J. CHAPMAN: *Seaweeds and Their Uses*, 3ed. ed., Methuen, N.Y., 1980.

Un compendio completo de los usos tradicionales y modernos de las grandes algas marinas.

DARLEY, W. MARSHALL: *Algal Biology: a Physiologycal Approach*, Blackwell Scientific Publications, Boston, Mass., 1982.

Una introducción a la ecología fisiológica de las algas, haciendo especial énfasis en el modo en que cada una de ellas se adapta a su ambiente.

DAWES, CLINTON J.: *Marine Botany*, Wiley-Interscience, N. Y., 1981.

Un estudio de las algas marinas, presentado en un contexto ecológico.

ISSER, KARL: *Cryptogams: Cyanobacteria, Algae, Fungi, Lichens*, Cambridge University Press, New York, 1982.

American Journal of Botany 71: 603-8, 1984.

En este artículo se presenta un breve resumen de la última información sobre una alga verde con sorprendentes similitudes con las plantas.

GRAHAM, LINDA E.: The Origin of the Life Cycle of Land Plants, *American Scientist* 73: 176-86, 1985.

Este artículo presenta una excelente discusión sobre la manera en que una simple modificación en el ciclo biológico de una alga verde extinguida puede haber sido la responsable del origen de las plantas.

LOBBAN, CHRISTOPHER S., and MICHAEL J. WYNNE (Eds.): *The Biology of Seaweeds*, Blackwell Scientific/University of California Press, Berkeley Calif., 1982.

Un excelente y avanzado tratado sobre la estructura, reproducción, ecología, fisiología, biogeoquímica y usos de las grandes algas marinas.

PICKET-HEAPS, JEREMY D.: *Green Algae: Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1975.

Un tratado magníficamente ilustrado sobre las algas verdes, que contiene abundante información de interés.

ROUND, F. E.: *The Ecology of Algae*, Cambridge University Press, New York, 1981.

Un extenso compendio de la ecología de las algas marinas y de aguas dulce.

SCAGEL, R. F., et al.: *Nonvascular Plants: An Evolutionary Survey*, Wadsworth Publishing Company, Balemont, Calif., 1982.

Una excelente sinopsis de todos los grupos de organismos fotosintéticos excluyendo las plantas vasculares.

TRAINOR, F. R.: *Introductory Phycology*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1978.

Una introducción a la sistemática de las algas; escrito con claridad y bien ilustrado.

VAN DER MEER, JOHN P.: The Domestication of Seaweeds, *BioScience* 33: 172-76, 1983.

Un interesante análisis sobre la manera en que una selección correcta de nuevas razas y un mejor manejo de los cultivos puede incrementar el nivel de rendimiento de las grandes algas marinas.

* Disponible en encuadernación rústica.

CAPÍTULO 16

de ciclo vital de todos los briófitos y las plantas vasculares. Casi con toda seguridad sus gametófitos formaban gametangios pluricelulares como los de todas las plantas actuales. Todas las plantas tienen embriones; sus zigotos comienzan a dividirse mientras permane-

presencia de estomas, poros especializados cuya función principal es la de regular el intercambio de gases. Aparentemente, la mayoría de los briófitos carecen de cutícula, pero sí existen estomas en los esporófitos de antoceros y musgos. Algunos de los estomas de los

Briófitos

16-1
Denso crecimiento del musgo Fissidens sobre rocas calcáreas en una cascada. Esta fotografía ha sido realizada en una reserva natural situada al oeste de Yalta en la península de Crimea, en la Unión Soviética.

Tal y como se indicó en el capítulo anterior, existen evidencias de que las plantas –briófitos y plantas vasculares– evolucionaron a partir de un grupo antiguo de algas verdes. Al igual que las algas verdes, las plantas poseen clorofila *a* y *b*, además de carotinoides como pigmentos accesorios. En los tres grupos el principal hidrato de carbono de reserva es el almidón, el cual se deposita dentro de los cloroplastos y no en el citoplasma como en otros eucariotas fotoautótrofos. El principal componente de la pared celular de las plantas es la celulosa, que también es un componente importante de la pared de algunas algas verdes. Por último, las plantas forman un fragmoplasto y una placa celular durante la división celular. Los únicos organismos vivos que también poseen esta característica son un género de algas pardas y unos pocos géneros de algas verdes. Puesto que los briófitos (Figura 16-1) y las plantas vasculares comparten todas estas características, es lógico pensar que descienden de un antepasado común que invadió con éxito la tierra firme.

Si esta hipótesis es correcta, las líneas evolutivas que dieron lugar a los briófitos y a las plantas vasculares debieron separarse hace mucho tiempo. Los fósiles más antiguos conocidos que se asemejan a los briófitos corresponden al período Devónico, hace unos 400 millones de años (Figura 16-2), y para encontrar fósiles que con seguridad correspondan a briófitos nos hemos de remontar a 370 millones de años. Por otro lado, se han encontrado restos de lo que parecen plantas vasculares que vivieron a comienzos del Silúrico, hace aproximadamente unos 430 millones de años (ver Figura 1-5, página 4). Teniendo en cuenta estos descubrimientos, el hipotético antepasado común de los briófitos y las plantas vasculares –una alga relativamente compleja (ver Figura 15-21, página 267)– seguramente invadió la tierra hace más de 430 millones de años. La existencia de tétradas de esporas y de fragmentos de tejidos parecidos a cutículas correspondientes al período Ordovícico, hace unos 450 millones de años, sugieren incluso un origen anterior para las plantas.

Aparentemente, el antepasado común de los briófitos y las plantas vasculares tenía una alternación de generaciones bien desarrollada, ya que éste es el tipo

de musgos viven en los desiertos y algunos forman extensas masas sobre rocas secas expuestas, donde pueden alcanzarse temperaturas muy elevadas. Muchos musgos pueden permanecer vivos durante años

cen en el interior de la generación gametofítica, de la cual depende su nutrición. Las algas carecen de embriones y se desconoce si las primeras plantas lo tenían o no. Tampoco conocemos qué tipo de tejido conductor, en el caso de que existiera, presentaba este antepasado de las plantas. Sin embargo algunos fósiles procedentes de comienzos del Silúrico tienen células alargadas semejantes a las traqueidas, con engrosamientos anulares o helicoidales y con evidencias de sustancias semejantes a la lignina en sus paredes. Las primeras plantas terrestres probablemente poseían endomicorrizas y el componente fúngico era posiblemente un zigomicete (ver página 224).

Los organismos que realizaron con éxito la transición del agua a la tierra firme tuvieron que desarrollar ciertas características para evitar la desecación. Una de éstas fue el desarrollo de una capa estéril que recubría las células productoras del esperma y de las ovocélulas tanto en los gametangios masculinos como en los femeninos, llamados respectivamente *anteridios* y *arquegonios*. De forma similar se formó una envoltura estéril que recubría las células productoras de esporas de los *esporangios*.

La invasión de la tierra por los antepasados de las plantas también tuvo bastante que ver con la retención del zigoto dentro del gametangio femenino y su desarrollo allí para formar un embrión. Durante las críticas fases iniciales del desarrollo del joven embrión, o esporófito, éste queda protegido por el gametófito femenino. Por el contrario, en las algas verdes el desarrollo del zigoto generalmente es independiente del gametófito femenino.

Las partes aéreas de la mayoría de las plantas vasculares están recubiertas por una capa cérea protectora, la cutícula, la cual contribuye a evitar la desecación. Esta cutícula está estrechamente relacionada con la

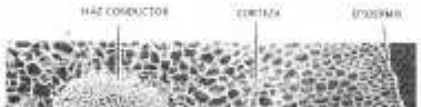
16-2
(a) *Sección longitudinal de un gametófito procedente de la formación de rocas tipo "pedernal" de Rhynie, Escocia. Esta planta vivió a principios del Devónico, hace aproximadamente 400 millones de años. Las flechas indican la posición de los anteridios en la superficie superior del gametófito.*
(b) *Sección de un anteridio mostrando los espermatozoides. Por su tamaño y complejidad estos gametófitos se parecen a los de los briófitos. No se sabe si alguno de los esporófitos de comienzos del Devónico encontrados en las mismas formaciones rocosas está relacionado con estos gametófitos.*

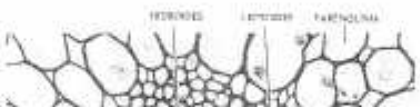
(a)

(b)

CARACTERÍSTICAS DE LOS BRIÓFITOS

Los briófitos –hepáticas, antoceros y musgos– son plantas relativamente pequeñas, muchas de ellas con menos de 2 centímetros de longitud, y la mayoría con menos de 20 centímetros (Figura 16-3). Con frecuencia los briófitos abundan en lugares relativamente húmedos, donde en ocasiones es posible encontrar una gran variedad de especies y exuberancia de individuos. A veces los musgos dominan en lugares de las regiones boreales y australes en donde no es posible encontrar otras plantas, así como en paredes rocosas que se encuentran en las montañas, por encima del límite de vegetación arbórea. Un considerable número de musgos son capaces de resistir los largos períodos de severas temperaturas que se dan en el continente Antártico (Figura 16-4). Como los líquenes, los briófitos son especialmente sensibles a la contaminación atmosférica, sobre todo al dióxido de azufre, y normalmente en las áreas muy contaminadas están ausentes o representados tan sólo por muy pocas especies. Ciertas especies





16-3
Esporófitos del musgo Polytrichum *saliendo de gametófitos femeninos. Cada esporófito consta de seta, cápsula y pie, el cual conecta el esporófito con el gametófito. Las hojas que se ven en la parte inferior de la fotografía son parte de los gametófitos que han dado lugar a estos esporófitos. La fecundación tuvo lugar seis meses antes de que los esporófitos alcanzaran el estado de desarrollo que se ve en la figura.*

en condiciones de sequedad, siendo capaces de recuperarse rápidamente al ser mojados; otros musgos y hepáticas son acuáticos y mueren si permanecen fuera del agua periodos de tiempo del orden de un día. Unos pocos briófitos pueden vivir incluso a orillas del mar, en rocas salpicadas por el oleaje, a pesar de que ninguno de ellos es estrictamente marino. Existen aproximadamente 16 000 especies, más que en cualquier otro grupo de plantas, si exceptuamos las plantas con flor.

Existen dos características importantes que diferencian a los briófitos de las plantas vasculares. En primer lugar, los briófitos carecen de los tejidos vasculares especializados –xilema y floema– que caracterizan a las plantas vasculares. Por lo tanto, en sentido estricto todos los briófitos carecen de hojas, tallos y raíces auténticas, puesto que estas estructuras vienen definidas, en parte, por la presencia de tejidos vasculares en ellas. No obstante, los términos "hoja" y "tallo" se utilizan frecuentemente para designar a las estructuras tipo hoja y tipo tallo de los gametófitos de las hepáticas foliosas y de los musgos. En este libro también se seguirá esta práctica.

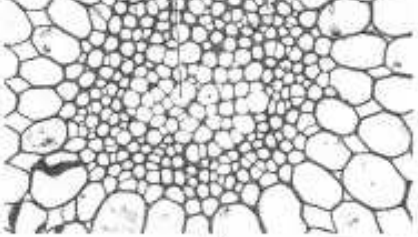
Los pedículos o *setas* de los esporófitos de la mayoría de los musgos contienen un eje central de células conductoras de agua conocidas con el nombre de *hidroides*; también existen células similares en el gametófito de muchas de estas especies. Los hidroides son células alargadas con sus tabiques transversales inclinados, delgados y muy permeables al agua, de forma que constituyen vías preferentes para el paso de agua y solutos. Al igual que las tráqueas y traqueidas de las plantas vasculares, los hidroides no poseen protoplasto vivo y por lo tanto en la madurez aparecen vacíos. Sin

(a)

(b)

16-4
(a) Monte Melbourne, Antártida, a unos 75 °S de latitud. En el Monte Melbourne, a unos 3000 metros de altitud, las temperaturas diurnas oscilan entre –10 ° y –30 °C durante el verano. En este ambiente increíblemente inhóspito, sobre las áreas desnudas que se ven en la fotografía, a finales de 1984, botánicos neozelandeses encontraron poblaciones de un musgo del género Campylopus *(b), en algunos lugares donde la actividad volcánica permite que se alcancen temperaturas de 30 °C. La dispersión de* Campylopus *hasta esta localidad demuestra el gran poder de dispersión de los musgos más que su capacidad de sobrevivir en ambientes inhóspitos, que también es considerable.*

(a)



(b)

embargo, a diferencia de las células conductoras de las plantas vasculares, no presentan engrosamientos celulares especializados (páginas 389, 390). En algunos géneros de musgos existen células conductoras de sustancias nutritivas, denominadas *leptoides*, que rodean el eje central de hidroides (Figura 16-5), de forma similar a como el floema rodea al xilema en algunas plantas vasculares. Los leptoides son células alargadas cuyos núcleos han degenerado, pero que en la madurez conservan el protoplasto vivo. Algunos leptoides se asemejan mucho a las células conductoras de sustancias nutritivas del floema de plantas vasculares primitivas. En conclusión, parece como si las células conductoras de agua y de sustancias nutritivas de los musgos y de las plantas vasculares hayan derivado de células similares que estuvieran presentes en el antepasado común de estos dos grupos.

En la mayoría de los briófitos el gametófito se fija al sustrato mediante células simples alargadas o por filamentos de células llamados rizoides. Generalmente tales rizoides sólo sirven para fijar las plantas, puesto que la absorción de agua y de iones inorgánicos normalmente se realiza de forma directa y rápida por todo el gametófito. No existen órganos parecidos a las raíces, a pesar de que los tallos subterráneos de unos pocos musgos tienen una estructura bastante compleja.

La segunda característica importante que distingue a los briófitos es la naturaleza de su alternación de generaciones: los gametófitos son siempre independientes desde el punto de vista nutricional, mientras que los esporófitos permanecen siempre fijos a los gametófitos, aunque varían en su dependencia respecto a ellos. En otras palabras, en los briófitos el gametófito es la generación dominante y conspicua. En las plantas vasculares la generación dominante y conspicua es el esporófito (ver Figura 10-11c, página 163).

Los briófitos viven en ambientes húmedos, al menos en alguna época del año. Para que pueda haber fecundación los espermatozoides biflagelados deben nadar en el agua hasta encontrar la ovocélula localizada en el interior del arquegonio. El arquegonio, que puede ser pedunculado, tiene forma de botella con un cuello largo y una porción basal engrosada, el *vientre*, que

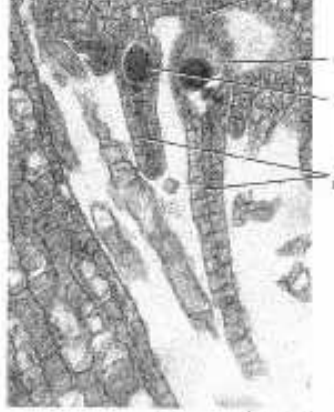
16-5
Haces conductores en la seta de un esporófito del musgo Dawsonia superba. *(a) Organización general de la seta tal y como se ve en sección con un microscopio electrónico de barrido. (b) Sección mostrando la columna central de hidroides rodeada por una vaina de leptoides y el parénquima cortical. (c) Sección longitudinal de una parte del haz central, mostrando de izquierda a derecha hidroides, leptoides y parénquima.*

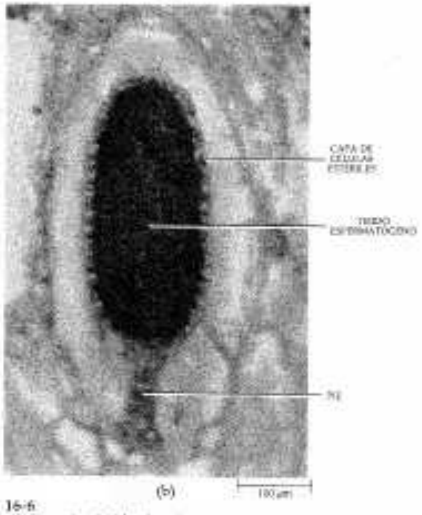
encierra una sola ovocélula (Figura 16-6a). Las células centrales del cuello, las *células del canal del cuello*, se desintegran cuando el arquegonio está maduro y dan lugar a un tubo relleno de un fluido a través del cual nada el espermatozoide hasta llegar a la ovocélula. Los

esporófito en el interior del arquegonio. El arquegonio engrosado recibe el nombre de *calíptra*. En la madurez, el esporófito de muchos briófitos consta de un pie –que permanece anclado en el arquegonio– una seta, o pedículo, y una cápsula o esporangio (Figura 16-8).

HEPÁTICAS: CLASE HEPATICAE

Las hepáticas son plantas pequeñas, en general de





16-6
Gametangios de Marchantia.
(a) Detalle de varios arquegonios en diferentes fases de desarrollo. (b) Un anteridio en fase de maduración. En Marchantia, *los arquegonios y los anteridios se forman en gametófitos diferentes.*

anteridios son alargados o esféricos, generalmente pedunculados, y poseen una envoltura constituida por una sola capa de células estériles que rodea a las *células espermatógenas* (Figura 16-6b). Cada célula espermatógena da lugar a un solo espermatozoide biflagelado.

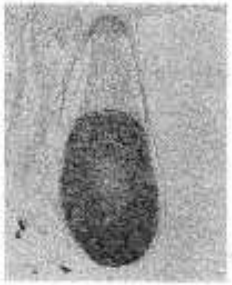
En las hepáticas y en los antoceros los espermatozoides normalmente nadan hasta las proximidades del arquegonio a través de una película continua de agua. Una vez que se hallan en las proximidades de un arquegonio, los espermatozoides son atraídos hacia el cuello gracias a sustancias químicas que éste segrega. En los musgos, frecuentemente los anteridios están agrupados en el interior de estructuras foliosas abiertas en forma de receptáculo (regiones anteridíferas) (Figura 16-7). En estas regiones, los espermatozoides de muchos de estos anteridios son liberados en el medio acuoso por acción de las gotas de agua que caen en ella. Los insectos también pueden transportar gotas de aguas ricas en espermatozoides de una planta a otra. Mediante estos mecanismos los espermatozoides pueden llegar a desplazarse a través de distancias relativamente grandes. Por tanto, no es difícil encontrar gametófitos femeninos aislados que forman esporófitos abundantemente.

La ovocélula fecundada, o zigoto, permanece en el vientre del arquegonio, donde se forma el embrión. Durante un tiempo, las células del vientre se siguen dividiendo al mismo ritmo que el crecimiento del joven

16-7
Gametófitos foliosos masculinos del musgo Polytrichum piliferum, *mostrando los grupos de anteridios maduros. Los espermatozoides son liberados en las gotas de agua que se condensan en el interior de estas estructuras discoidales formadas por hojas y al salpicar las gotas de lluvia son expulsados fuera. De esta manera pueden llegar hasta las proximidades de los arquegonios de otro gametófito distinto.*

Generalmente, las células de los esporófitos jóvenes e inmaduros contienen cloroplastos y son fotosintetizadoras, pero en el momento en que tiene lugar la meiosis en la cápsula y se forman las esporas, normalmente desaparece la clorofila. En los musgos, cuando la seta se alarga, la caliptra es elevada junto con la cápsula. Antes de que tenga lugar la dispersión de las esporas, la caliptra protectora cae. Tras la dehiscencia (apertura brusca y espontánea de una estructura y descarga de su contenido) de la cápsula, las esporas son liberadas.

Tradicionalmente los briófitos se han dividido en tres clases: Hepaticae (las hepáticas, 6000 especies), Anthocerotae (los antoceros, 100 especies) y Musci (los musgos, 9500 especies). Los tres grupos presentan importantes diferencias entre sí y las características que tienen en común corresponden a las de plantas más simples. La mayoría de los musgos tienen tejidos conductores y podrían ser plantas vasculares reducidas; parece que tienen un antepasado común con las plantas vasculares, mientras que las hepáticas y los antoceros parece que divergieron de esta línea evolutiva con anterioridad. No existen pruebas de que las hepáticas hayan derivado de antepasados con tejidos vasculares y puede que no estén estrechamente relacionadas con los musgos. Los antoceros son muy distintos de los otros dos grupos y no parece que estén íntimamente relacionados con ningún otro grupo de organismos. En vista de estas diferencias, un número cada vez mayor de botánicos comienzan a considerar estos tres grupos como divisiones diferentes, cuyas similitudes son más el resultado de una evolución convergente o de la retención de caracteres primitivos que no un indicio de la existencia de un antepasado común directo. Sin embargo, por el momento, seguiremos la tradición y los consideraremos como una única división.



16-8
Esporófito casi maduro de Marchantia. *Obsérvese los eláteres –estructuras filamentosas helicoidales que ayudan a la dispersión de las esporas– en el interior de la cápsula.*

menor tamaño que los musgos. Su nombre procede del siglo IX, cuando se creía que estas plantas podían ser de utilidad en el tratamiento de las enfermedades hepáticas debido a la forma del gametófito de algunos géneros que recuerda a la del hígado. Según la doctrina medieval de las formas, la apariencia externa de un cuerpo indicaba la posesión de propiedades especiales. La terminación anglosajona "–wort" (originalmente wyrt), que forma parte del nombre vulgar de estos vegetales en lengua inglesa (liverwort), significa "hierba" y aparece en el nombre inglés de muchas plantas.

Los gametófitos de algunas hepáticas son *tales* aplanados dorsiventralmente (este término se ha utilizado tradicionalmente para designar los cuerpos indiferenciados de aquellas plantas que presentan una superficie superior y otra inferior) y con un crecimiento a partir de un meristema apical. Sin embargo, el gametófito de la mayor parte de las especies es folioso. Se forman a partir de una única célula apical que tiene una forma parecida a la de una pirámide invertida con una base y tres caras. Las células hijas se originan a los lados de esta célula solitaria. Los rizoides de las hepáticas son unicelulares, a diferencia de los de los musgos, en los cuales están formados por varias células. Los gametófitos se desarrollan directamente a partir de las esporas. Los esporófitos de la mayor parte de las hepáticas son, en general, menos complejos que los de los musgos y sus cápsulas disponen de mecanismos para la expulsión de las esporas muy diferentes de los de los musgos.

Hepáticas talosas

Las hepáticas talosas son un grupo constituido por diversas hepáticas no foliosas. Podemos encontrarlas en taludes húmedos y sombreados, así como en otros ambientes apropiados tales como los maceteros de un invernadero fresco. El talo tiene un espesor de varias células (aproximadamente unas 30 en la parte central y unas 10 en las partes más delgadas) y en él se distinguen claramente una zona superior (dorsal) rica en clorofila y una gruesa región inferior (ventral) incolora (Figura 16-9a). En la cara inferior se forman dos tipos de rizoides, así como varias filas de escamas. La cara superior presenta una serie de relieves, cada uno de los cuales corresponde a una cámara aerífera subyacente que se comunica con el exterior a través de un poro (Figura 16-9b).

Una de las hepáticas más comunes es *Marchantia* un género terrícola de amplia distribución que crece sobre el suelo y las piedras húmedas (Figura 16-10). Sus gametófitos ramificados dicotómicamente tienen entre uno y varios centímetros de longitud; sus gametangios se encuentran en estructuras erectas especializadas llamadas gametóforos. Los gametófitos de *Marchantia* son unisexuales y los masculinos y femeninos se pueden distinguir fácilmente gracias a las diferentes estructuras que presentan. Los anteridios están dispuestos en discos pedunculados llamados *anteridióforos*, mientras que

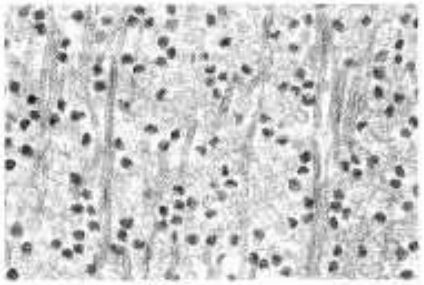
16-9
(a) Sección transversal del gametófito de Marchantia, *una hepática talosa. En las capas superiores es evidente la existencia de numerosas células ricas*

en cloroplastos, mientras que por debajo de ellas existen varias capas de células incoloras, así como rizoides que fijan el cuerpo de la planta al sustrato. Los poros permiten el intercambio gaseoso en las cámaras aníferas presentes a lo largo de toda la capa dorsal fotosintetizadora. Las células especializadas que rodean cada uno de los poros están generalmente dispuestas en cuatro o cinco niveles superpuestos, cada uno de ellos con cuatro células, de forma que el conjunto tiene el aspecto de un barril. En condiciones secas, las células del nivel inferior, que normalmente penetran en el interior de la cavidad, se yuxtaponen, mientras que en condiciones de humedad se separan. Por lo tanto, los poros realizan una función similar a la de los estomas de las plantas vasculares. (b) Fotografía al microscopio electrónico de barrido de un poro de la superficie dorsal de un gametófito de Marchantia.

los arquegonios se hallan en pedúnculos acabados en forma de sombrilla, llamados *arquegonióforos* (Figura 16-10). El ciclo vital de *Marchantia* está representado en la Figura 16-13. En este género la generación esporofítica consta de un pie, una seta corta, y una cápsula o esporangio (ver Figura 16-8). Además de las esporas, el esporangio maduro contiene unas células alargadas, denominadas *elíteres*, que poseen paredes con engrosamientos higroscópicos (capaces de absorber la humedad) dispuestas de forma helicoidal (Figuras 16-8 y 16-11; ver también el ensayo de la página 287). Las paredes de estas células son sensibles a pequeños cambios de humedad y producen movimientos de torsión que facilitan la dispersión de las esporas después de que la cápsula se haya abierto en una serie de segmentos semejantes a los pétalos de una flor.

El principal mecanismo de reproducción asexual en las hepáticas es la fragmentación. Otro sistema de reproducción asexual frecuentemente utilizado tanto en musgos como en hepáticas es la formación de *propágulos*: cuerpos pluricelulares capaces de originar un nuevo gametófito. En *Marchantia* los propágulos se forman en estructuras discoidales especiales, llamadas conceptáculos, localizadas en la superficie dorsal del gametófito (Figura 16-12). Los propágulos se dispersan principalmente por las gotas de lluvia que golpean estas estructuras.

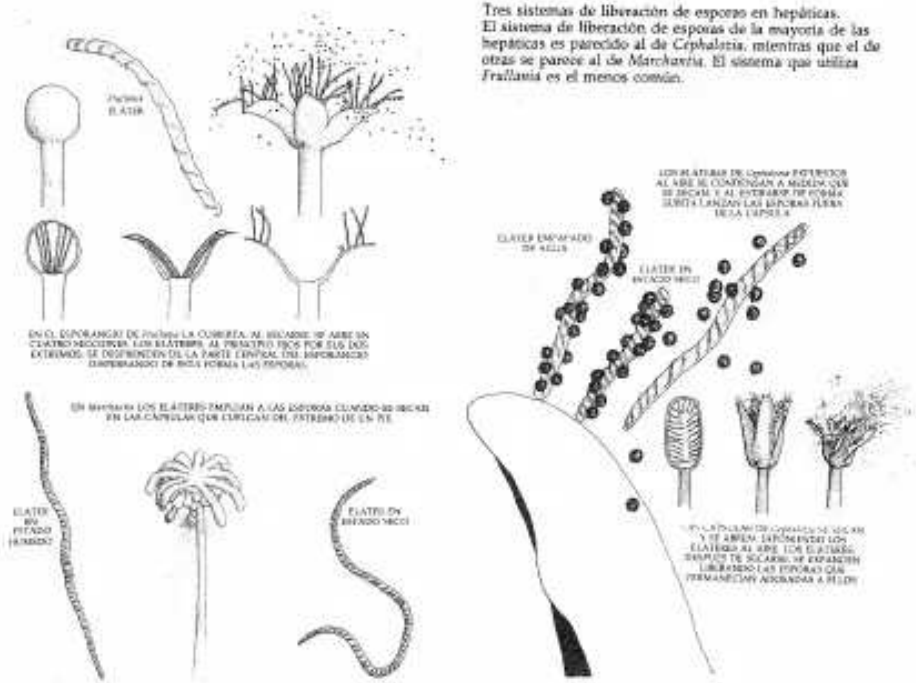
16-10
Gametófitos de Marchantia. *Los anteridios (a) y los arquegonios (b) se elevan por encima del talo mediante pedúnculos.*



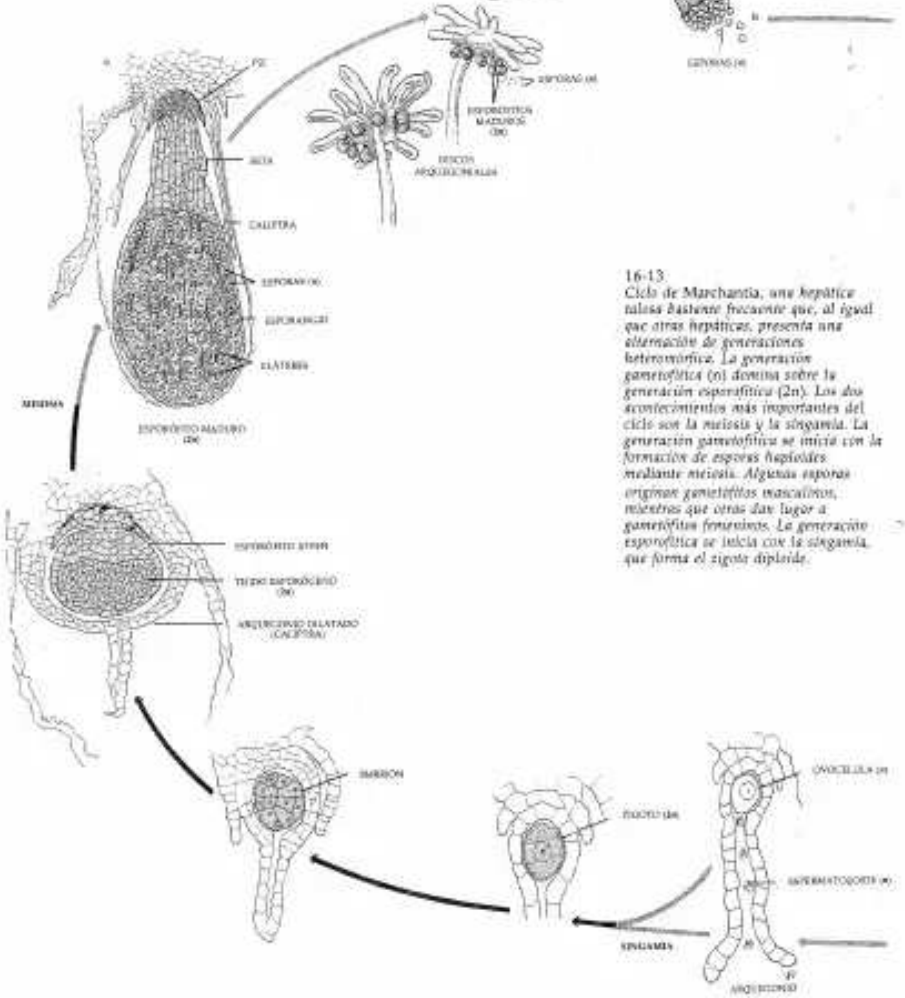
16-11
Esporas maduras y elíteres de una cápsula madura de Marchantia.

16-12
(a) Gametófitos de Marchantia *con conceptáculos que contienen propágulos que son lanzados hacia afuera por efecto de las gotas de lluvia y pueden dar lugar a nuevos gametófitos, cada uno de ellos genéticamente idéntico a la planta madre de la cual han derivado por mitosis. (b) Sección longitudinal de un conceptáculo.*

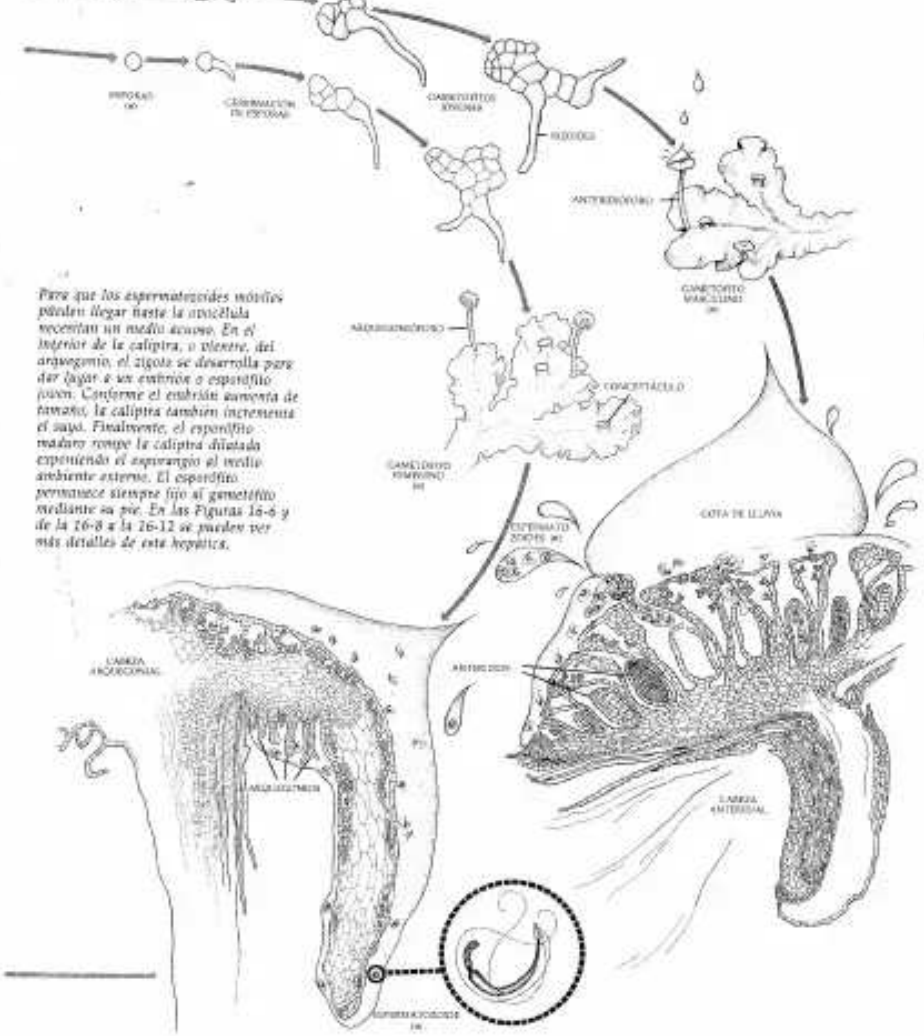
LIBERACIÓN DE ESPORAS EN HEPÁTICAS



Tres sistemas de liberación de esporas en hepáticas. El sistema de liberación de esporas de la mayoría de las hepáticas es parecido al de *Cephalozia*, mientras que el de otras se parece al de *Marchantia*. El sistema que utiliza *Frullania* es el menos común.



16-13
Ciclo de Marchantia, una hepática talosa bastante frecuente que, al igual que otras hepáticas, presenta una alternación de generaciones heteromórfica. La generación gametofítica (n) domina sobre la generación esporofítica (2n). Los dos acontecimientos más importantes del ciclo son la meiosis y la singamia. La generación gametofítica se inicia con la formación de esporas haploides mediante meiosis. Algunas esporas originan gametofitos masculinos, mientras que otras dan lugar a gametofitos femeninos. La generación esporofítica se inicia con la singamia, que forma el zigoto diploide.

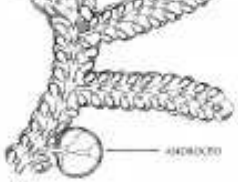


Para que los espermatozoides móviles puedan llegar hasta la ovocélula necesitan un medio acuoso. En el interior de la calíptra, o vientre, del arquegonio, el zigoto se desarrolla para dar lugar a un embrión o esporófito joven. Conforme el embrión aumenta de tamaño, la calíptra también incrementa el suyo. Finalmente, el esporófito maduro rompe la calíptra dilatada exponiendo el esporangio al medio ambiente externo. El esporófito permanece siempre fijo al gametófito mediante su pie. En las Figuras 16-6 y de la 16-8 a la 16-12 se pueden ver más detalles de esta hepática.

ANTOCEROS: CLASE ANTHOCEROTAE

La clase Anthocerotae consta tan sólo de unas 100 especies repartidas en seis géneros, de los que Anthoceros es el más conocido. Los antocerotes son plantas pequeñas, de hasta 5 cm de longitud, que crecen en lugares húmedos y sombríos. Su talo es verde y carnoso, y presenta una estructura parecida a la de las hepáticas. Los cloroplastos de las células del talo contienen un pirenoide, que puede actuar como fuente de este elemento para su planta huésped.

Los gametófitos de algunas especies de *Anthoceros* son unisexuales; otros son bisexuales. Los anteridios y los arquegonios se hallan hundidos en la superficie



16-14
Hepáticas foliosas. (a) Clasmatocolea puccionana, *mostrando la disposición característica de las hojas.* (b) *Extremo de una rama de* Clasmatocolea humilis. *Son visibles la cápsula y el largo pedículo del esporófito.* (c) *Fragmento de una rama de* Frullania, *mostrando la disposición característica de sus hojas.*

Hepáticas foliosas

Las hepáticas foliosas constituyen un grupo diverso que incluye más de 4000 de las 6000 especies conocidas de la clase (Figura 16-14). Las hepáticas foliosas son especialmente abundantes en las zonas tropicales y subtropicales, en regiones de abundantes precipitaciones y elevada humedad ambiental (Figura 16-15), pero también se hallan presentes en abundancia en las regiones templadas. Generalmente las plantas son ramificadas y forman pequeños tapices.

Las hojas de las hepáticas, como la de los musgos, generalmente constan de una sola capa de células indiferenciadas. En muchos géneros, las hojas están dispuestas en dos filas, con una tercera fila de hojas reducidas dispuesta en la superficie inferior del gametófito. Frecuentemente las hojas son bilobuladas y cada uno de los lóbulos crece a partir de sus respectivos ápices. En *Frullania*, una hepática que crece normalmente sobre corteza de árboles, las hojas constan de un lóbulo dorsal grande y no dividido y de un lóbulo ventral pequeño y que forma una especie de capucha.

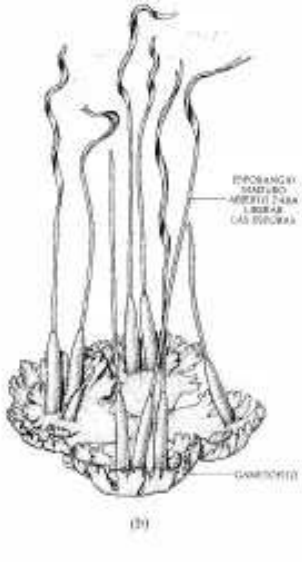
En las hepáticas foliosas, los anteridios se encuentran normalmente en una especie de protuberancia, el androceo, que se forma en la parte inferior de una hoja modificada. En sus primeras fases de desarrollo, el esporófito, así como el arquegonio a partir del cual se desarrolla, se halla rodeado por una envoltura tubular característica, el *perianto* (Figura 16-14c).

16-15
Una hepática foliosa creciendo sobre la hoja de un árbol perennifolio de la selva amazónica, cerca de Manaos, Brasil.

especies hepáticas en dos géneros, de los que *Anthoceros* es el más común. Este género está distribuido por todo el mundo, generalmente en hábitats húmedos y sombreados. El gametófito de *Anthoceros* se parece superficialmente al de una hepática talosa (Figura 16-6a), pero posee toda una serie de caracteres que indican que su parentesco es relativamente lejano. Por ejemplo, cada célula tiene normalmente un solo cloroplasto, al igual que muchas algas, en lugar de presentar muchos cloroplastos pequeños y discoidales como en las células de todas las otras plantas. Cada cloroplasto contiene un pirenoide, haciendo que el parecido con las algas sea todavía más sorprendente. Los gametófitos tienen una clara orientación dorsiventral; con frecuencia tienen la apariencia de una roseta y alcanzan el tamaño de 1 o 2 centímetros de diámetro. Los individuos de *Anthoceros* poseen un extenso sistema de cavidades internas rellenas de mucílago, a diferencia de los gametófitos de las hepáticas talosas cuyas cavidades están llenas de aire. Estas cavidades rellenas de mucílago están con frecuencia ocupadas por cianobacterias del género *Nostoc*, que son capaces de fijar nitrógeno y, de esta manera,

dorsal del gametófito. Los anteridios se encuentran agrupados en cámaras. De un mismo gametófito pueden desarrollarse numerosos esporófitos.

El esporófito de *Anthoceros*, que es una estructura vertical alargada, consta de un pie y de un largo esporangio cilíndrico (Figuras 16-6b y 16-7a). En las primeras fases de su desarrollo se forma un meristema, o zona de gran actividad mitótica, entre el pie y el esporangio; este meristema permanece activo mientras las condiciones para el crecimiento son favorables. En consecuencia, el esporófito continúa elongándose durante un largo período de tiempo. El esporangio es verde y posee varias capas de células fotosintéticas. También está recubierto por una cutícula y tiene estomas (Figura 16-6c). La maduración de las esporas y, finalmente, la dehiscencia del esporangio, comienza cerca del ápice y se extiende hacia la base conforme las esporas maduran (Figura 16-6d, e). Entre las esporas existen estructuras estériles alargadas, frecuentemente pluricelulares, parecidas a los eláteres de las hepáticas (Figura 16-7b). En esta fase de dehiscencia el esporangio se abre longitudinalmente en dos mitades, semejantes a cintas.



16-16
Anthoceros. (a) *Gametófito con esporófitos.* (b) *Al madurar, el esporangio se abre y las esporas son liberadas.* (c) *Un estoma; los estomas son abundantes en los esporófitos verdes y fotosintéticos de los antoceros.* (d) *Esporas en fase de maduración y* (e) *esporas maduras.*

CAPÍTULO 17

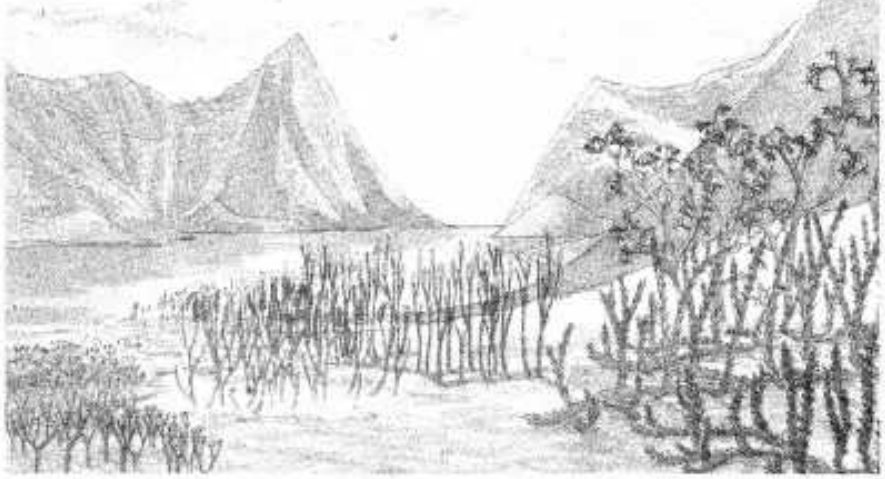
Plantas vasculares sin semilla

Los vegetales, como todos los seres vivientes, tienen antepasados acuáticos, por lo que la crónica de su evolución está íntimamente ligada a la de su progresiva ocupación de la tierra firme. Uno de los acontecimientos clave en los comienzos de esta invasión fue la aparición de esporas con paredes protectoras resistentes que les permitieron tolerar las condiciones de un ambiente seco. Ello permitió la dispersión de las esporas por el viento sobre la superficie terrestre. A medida que los vegetales aumentaron su tamaño, evolucionaron estructuras que permitían una liberación y una dispersión más eficientes de las esporas. Otro importante paso evolutivo que acompañó a este aumento de tamaño fue la adquisición de cutina, una sustancia grasa que protege al vegetal de la evaporación excesiva. Los estomas debieron evolucionar a la vez que la cuticula, permitiendo así el intercambio gaseoso en estas plantas primitivas.

En las plantas vasculares, la evolución de un sistema de conducción eficaz, formado por xilema y floema, resolvió el problema de la conducción del agua y los nutrientes en el medio terrestre. Muchos científicos proponen que la adquisición de la capacidad de sintetizar lignina, por parte de las células que constituyen los sistemas mecánico de sostén y conducción, fue un paso primordial en la evolución de las plantas terrestres. Con el tiempo, las partes subterráneas de los esporófitos evolucionaron hasta convertirse en raíces, con función de absorción y anclaje, y las partes aéreas evolucionaron a hojas. Esta diferenciación morfológica proporcionó estabilidad a los vegetales primitivos en su nuevo ambiente y les permitió una eficaz fotosíntesis. Mientras tanto, la generación gametofítica sufrió una progresiva reducción en tamaño, haciéndose cada vez más dependiente del esporófito en cuanto a protección y nutrición. Por último, algunas líneas desarrollaron semillas: estructuras que protegen al esporófito en estado embrionario de los rigores de la vida sobre la tierra, lo alimentan y le permiten soportar condiciones desfavorables.

Tal como se discute en el Capítulo 16, el antepasado común de los diferentes grupos de briófitos y plantas vasculares fue probablemente un alga verde pluricelular, relativamente compleja (ver Figura 15-21, página 267), que invadió la tierra firma hace alrededor de 450 millones de años, en el período Ordovícico, probablemente como parte de una relación endomicorrícica (ver página 266). Una alga semejante a *Coleochaete* (Figura 15-20) parece ser el mejor modelo viviente para este antepasado. Los individuos de *Coleochaete* son haploides, excepto el zigoto (tienen meiosis zigótica). Muchos científicos se muestran ahora a favor de la hipótesis según la cual la generación esporofítica, tal como existe en los vegetales, evolucionó independientemente de la fase diploide que es típica de muchos ciclos biológicos de algas. En el Silúrico (hace 438 a 408 millones de años), se encuentran otros grupos de plantas vasculares; por ejemplo, en rocas de Norteamérica con una antigüedad de 430 millones de años se reconocen haces bien conservados que son claramente tejido vascular. Las plantas vasculares se hicieron numerosas y se diversificaron en el Devónico (hace unos 408 a 360 millones de años; Figura 17-1).

Debido a sus adaptaciones para la existencia sobre la tierra, las plantas vasculares dominan en los hábitats terrestres. Existen nueve divisiones con representantes vivientes que incluyen alrededor de 250 000 especies vivas. Además, existen algunas divisiones que constan exclusivamente de plantas vasculares extintas. En este capítulo describiremos algunos de los avances evolutivos de las plantas vasculares y trataremos siete divisiones de plantas vasculares sin semillas, tres de ellas extintas. En el Capítulo 18 trataremos las plantas con semillas, en las que están incluidas cinco divisiones con representantes vivientes.



17-1
Las plantas vasculares primitivas más simples emergieron del agua para colonizar el yermo paisaje durante el Devónico temprano, hace unos 408 a 387 millones de años. Se muestran aquí, de izquierda a centro, Cooksonia, Rhynia *y* Zosterophyllum, *todos ellos desprovistos de hojas. A principios del Devónico medio (387 a 374 millones de años), evolucionó una comunidad vegetal más diversa, con formas vegetales mayores y más complejas. Los ejemplos que aquí se observan a la derecha, de atrás hacia adelante, son* Psilophyton, *un trimerófito robusto;* Drepanophycus, *un licopodiófito primitivo; y* Protolepidodendron, *eran microfilos. Todas estas plantas vasculares primitivas producían esporas.*

ORGANIZACIÓN DEL CUERPO VEGETATIVO DE LAS PLANTAS VASCULARES

Los esporófitos de las primitivas plantas vasculares tenían ejes con ramificación dicotómica que carecían de hojas y raíces. Con la especialización evolutiva aparecieron diferencias morfológicas y fisiológicas entre las distintas partes del cuerpo de las plantas, diferenciándose en raíces, tallo y hojas –los órganos de la planta (Figura 17-2)–. El conjunto de las raíces constituye el *sistema radical*, que fija a la planta y absorbe agua y sales minerales del suelo. El tallo y las hojas, juntos,

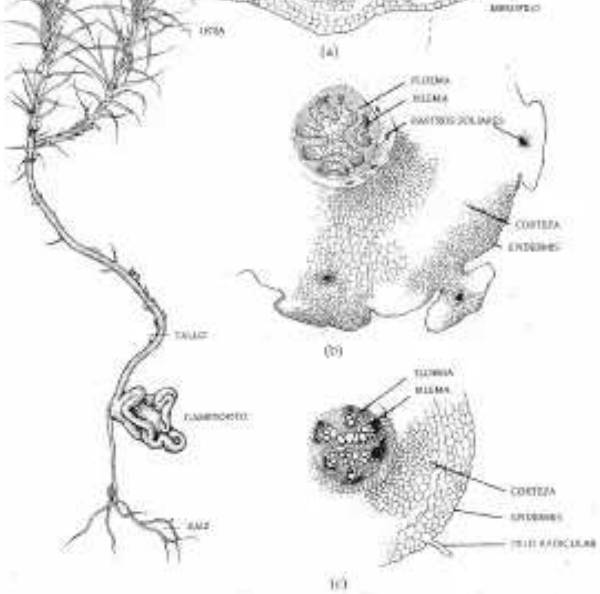
17-2
Diagrama de un esporófito joven de Lycopodium clavatum, *el cual sigue atado a su gametófito subterráneo. Los tejidos de cada órgano se muestran en sección transversal.*

Elementos traqueales

Los *elementos cribosos*, las células conductoras del floema, tienen paredes delicadas que a menudo se deshacen al morir, de forma que difícilmente se conservan

Estelas

Los tejidos vasculares primarios –xilema primario y floema primario– y la médula, cuando está presente, constituyen el cilindro central, o *estela*, del tallo y la



en secciones transversales de (a) hoja, (b) tallo, y (c) raíz. En los tres órganos el sistema de tejido epidérmico está representado por la epidermis, y el sistema de tejido vascular, que consta de xilema y floema, está incluido en el sistema de tejido fundamental. El tejido fundamental en la hoja (que en Lycopodium es un microfilo) está representado por la corteza, que rodea un haz macizo de tejido vascular o protostela. La hoja está especializada en la fotosíntesis; el tallo como soporte de las hojas y en la conducción; y la raíz en la absorción y sujeción al sustrato.

constituyen el *"sistema aéreo"*, en el que el tallo eleva a los órganos especializados en la fotosíntesis –las hojas– hacia el sol y el sistema vascular conduce el agua y minerales hacia las hojas y desaloja de éstas los productos de la fotosíntesis.

Los diferentes tipos de células del cuerpo vegetativo están organizados en tejidos y los tejidos en unidades mayores llamadas sistemas de tejidos. En todos los órganos de la planta se hallan tres sistemas de tejido: el *epidérmico*, el *vascular* y el *fundamental*; éstos son continuos de órgano a órgano y ponen de manifiesto la unidad básica del cuerpo vegetativo. El sistema de tejido epidérmico constituye la cubierta protectora externa de la planta. El sistema de tejido vascular comprende los tejidos conductores –xilema y floema– y está incluido dentro del sistema de tejido fundamental. (Figura 17-2). Las principales diferencias en las estructuras de la raíz, el tallo y la hoja consisten principalmente en la distribución relativa de los sistemas de tejidos vascular y fundamental, lo que se tratará en la Sección 5.

Crecimientos primario y secundario

El crecimiento primario podría definirse como el crecimiento que se verifica cerca de los ápices de las raíces y los tallos. Se inicia en los meristemas apicales e implica la extensión del cuerpo vegetativo. Los tejidos que se forman durante el crecimiento primario se denominan *tejidos primarios*; la parte del cuerpo vegetativo constituida por tales tejidos se denomina *cuerpo vegetativo primario*. Las plantas vasculares primitivas, así como muchas plantas vasculares actuales, constan enteramente de tejidos primarios.

Muchas plantas, además del crecimiento primario, experimentan un crecimiento por el cual engrosan el tallo y la raíz. Dicho crecimiento se denomina *crecimiento secundario*; es el resultado de la actividad de meristemas laterales, el *cámbium vascular*, que produce *tejidos vasculares secundarios, xilema secundario* y *floema secundario* (ver Figura 23-6, página 449). La producción de tejidos vasculares secundarios generalmente se complementa con la actividad del *cámbium suberógeno*, que forma una *peridermis* compuesta principalmente de tejido suberoso (corcho). La peridermis sustituye a la epidermis como tejido de protección del vegetal. Los tejidos vasculares secundarios y la peridermis constituyen el *cuerpo vegetativo secundario*. El crecimiento secundario apareció en el Devónico medio, hace alrededor de 380 millones de años, en varios grupos de plantas vasculares no emparentadas entre sí.

como fósiles. Por el contrario, los *elementos traqueales*, las células conductoras del xilema, poseen paredes rígidas, persistentes y que suelen conservarse bien. Debido a la variada ornamentación de sus paredes, los elementos traqueales aportan valiosos indicios en cuanto a los parentescos mutuos de los diferentes grupos de plantas vasculares.

En los fósiles de plantas vasculares del Silúrico y el Devónico, los elementos traqueales son células alargadas, de extremos largos y adelgazados. Tales elementos traqueales, llamados *traqueidas*, fueron el primer tipo de células conductoras de agua que evolucionaron y son el único tipo de células conductoras presentes en la mayoría de las plantas vasculares sin semilla y las gimnospermas actuales. Las traqueidas no sólo aportan la vía para el flujo de agua y minerales, sino que además proporcionan rigidez a los tallos. Las células conductoras de agua son rígidas principalmente por la presencia de lignina en sus paredes. Fue esta rigidez la que permitió que las plantas, en su evolución, adquiriesen un porte erguido y que algunas de ellas llegaran a convertirse en árboles.

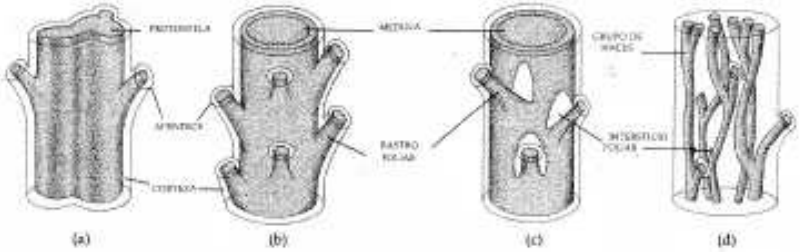
Las traqueidas son más primitivas (menos especializadas) que las *tráqueas*, las principales células conductoras de agua en las angiospermas. Las tráqueas, aparentemente, evolucionaron independientemente a partir de las traqueidas en varios grupos de plantas vasculares, incluidas las angiospermas, en los gnetófitos (página 351), en varias especies no relacionadas de helechos (Polypodiophyta) y en ciertas especies de *Selaginella* (Lycophyta) y *Equisetum* (Sphenophyta). La evolución de las tráqueas en estos diferentes grupos proporciona un excelente ejemplo de convergencia evolutiva: el desarrollo independiente de estructuras semejantes en organismos no emparentados o con un parentesco muy lejano (ver "Convergencia evolutiva", página 443). La evolución de las células conductoras en las algas pardas proporciona otro ejemplo excelente de este fenómeno.

raíz en el cuerpo vegetativo primario. Se reconocen algunos tipos diferentes de estela, como son la protostela, la sifonostela y la eustela.

La *protostela*, el tipo de estela más primitivo, consiste en un haz macizo de tejido vascular en que el floema rodea al xilema o bien está intercalado dentro de él (Figuras 17-2, 17-3a). Aparece en los grupos extintos de plantas vasculares sin semilla que más adelante se tratan, así como en las Psilophyta, las Lycophyta, en los tallos juveniles de algunos grupos vivientes. Es, además el tipo de estela que se encuentra en la mayoría de las raíces.

La *sifonostela*, o estela tubular, se caracteriza por tener una columna central de tejido fundamental, la *médula*, rodeado de tejido vascular (Figura 17-3b). El floema puede formarse tan sólo por fuera del cilindro de xilema o a ambos lados del mismo. La mayoría de los helechos (Polypodiophyta) poseen sifonostela. En tales sifonostelas, cuando los haces vasculares que llegan a las hojas, los *rastros foliares*, se separan del eje, dejan en la sifonostela unos espacios denominados *intersticios foliares* o ventanas foliares (como en la Figura 17-3c).

Si el cilindro vascular consta de un sistema de haces discretos alrededor de la médula, como ocurre en *Equisetum* y en numerosas angiospermas y gimnospermas, la estela se denomina *eustela*. Los intersticios foliares de las eustelas no son tan claramente distinguibles como las de las sifonostelas (Figura 17-3d). Los estudios comparados de plantas vasculares vivientes y fósiles sugieren que las eustelas de las plantas con semilla han evolucionado directamente a partir de protostelas relativamente primitivas, del tipo de las que aparecen en las primeras gimnospermas fósiles. En otras palabras, las eustelas y sifonostelas parecen haber evolucionado independientemente a partir de protostelas, si bien los parentescos precisos no están aún del todo claros.



17-3
(a) Una protostela con apéndices divergentes, el precursor evolutivo de las hojas. (b) Una sifonostela sin intersticios foliares; los rastros vasculares que conducen a las hojas divergen sencillamente del cilindro inicio. Esta clase de sifonostela se encuentra en Selaginella, *entre otras plantas. (c) Una sifonostela con intersticios foliares, que se encuentra en muchas angiospermas. (d) Una eustela. Las sifonostelas y eustelas parecen haber evolucionado independientemente a partir de protostelas.*

Orígenes de las raíces y hojas

A pesar de que el registro fósil revela escasa información acerca de sus orígenes, las raíces, tal como hoy se conocen, tienen que haber evolucionado a partir de la

SISTEMAS REPRODUCTIVOS

Todas las plantas vasculares son oógamas y tienen

pequeño(a) y "mega" grande, las megásporas no siempre son mayores que las micrósporas, especialmente en las plantas con semilla. Los dos tipos de esporas están en realidad definidos según su función, no según su

porción inferior del eje, a menudo subterránea, de las primitivas plantas vasculares. En general las raíces son estructuras relativamente simples que parecen haber retenido muchas de las características estructurales primitivas y que ya no están presentes en los tallos de las plantas modernas.

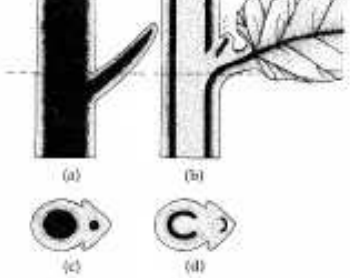
Las hojas son los apéndices laterales principales del tallo. Independientemente de su tamaño o estructura final, emergen como protuberancias (primordios foliares) a partir del meristema apical del tallo. Existen dos tipos de hojas fundamentalmente distintos, los microfilos y los megafilos.

Los *microfilos* son hojas por lo general relativamente pequeñas que contienen un único haz de tejido vascular (Figura 17-4a). Los microfilos están asociados a tallos con protostelas y son característicos de los licopodiófitos. Los rastros foliares que conducen a los microfilos no están asociados a intersticios foliares. A pesar de que el nombre *microfilo* significa "hoja pequeña", algunas especies de *Isoëtes* poseen hojas bastante grandes. De hecho, algunos licopodiófitos del Pérmico y el Carbonífero tuvieron microfilos de un metro de longitud, o más.

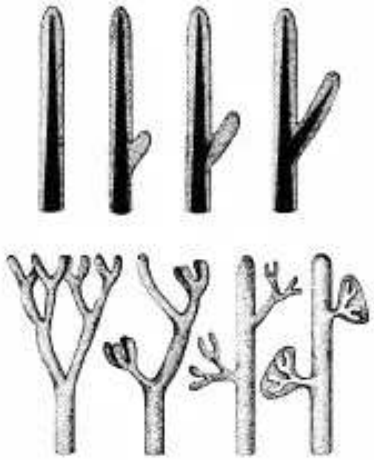
Probablemente los microfilos evolucionasen como excrecencias superficiales laterales del tallo (Figura 17-5) que al principio serían escamosas o a modo de espinas y desprovistas de tejido vascular. Gradualmente se desarrollarían rastros foliares rudimentarios que al principio sólo se extenderían hasta la base de la excrecencia. Por fin, los rastros foliares se extenderían hasta todo el apéndice, resultando en la formación del primitivo microfilo.

La mayoría de los *megafilos*, tal como su nombre indica, son mayores que la mayoría de los microfilos. Salvo pocas excepciones, los megafilos están asociados a tallos que tienen sifonostelas o bien eustelas, y los rastros foliares que conducen a ellos están asociados a intersticios foliares (Figura 17-4b). Al contrario de lo que ocurre en los microfilos, el limbo, o *lámina*, de casi todos los megafilos posee un sistema de nervios.

Se cree que los megafilos han evolucionado a partir de sistemas de ramas completos a través de una serie de pasos semejantes a los que se muestran en la Figura 17-5. Las primeras plantas poseerían un eje sin hojas ramificado dicotómicamente; como resultado de que las ramas más agresivas "sobrepasaran" a las más débiles se habría producido una ramificación desigual. A esto seguiría un proceso de aplanamiento, o "planación" de las ramas laterales subordinadas. El paso final sería la fusión, o "entramado" de las ramas laterales separadas para formar una lámina primitiva.



17-4
Sección longitudinal a través de un tallo con protostela y un microfilo (a), y otro con sifonostela y un megafilo (b), poniendo de relieve los nudos o regiones donde están unidas las hojas. (c) y (d) muestran secciones transversales a través de dichos nudos, respectivamente, según los planos indicados por las líneas de puntos en (a) y (b). Nótese la presencia de nudula e intersticio foliar en (b) y (d) y su ausencia en (a) y (c). Los microfilos son característicos de licopodiófitos, mientras que los megafilos se encuentran en todas las demás plantas vasculares.



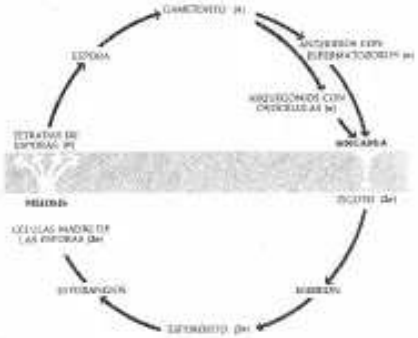
17-5
Según una teoría ampliamente aceptada, los microfilos (arriba) evolucionaron como excrecencias del eje principal de la planta. Los megafilos (abajo) evolucionaron por fusión de sistemas de ramas.

alternación de generaciones en la que el gametófito depende nutricionalmente del esporófito (Figura 17-6). La oogamia está claramente favorecida en las plantas terrestres puesto que sólo uno de los tipos de gametos debe navegar a través del medio ambiente hostil exterior a la planta, en lugar de tener que hacerlo los dos. En las plantas vasculares el esporófito es la fase dominante del ciclo biológico; éste es mayor y mucho más complejo estructuralmente que el gametófito. En los briófitos, tal como vimos en el capítulo 16, el gametófito es casi siempre mayor que el esporófito, aunque, como en las plantas vasculares, generalmente no es tan complejo como el esporófito.

Homosporia y heterosporia

Las primeras plantas vasculares producían un solo tipo de esporas; a tales plantas vasculares se les llama *homospóricas*. Entre las plantas vasculares vivientes se encuentra homosporia en los psilófitos, esfenófitos, algunos licopodiófitos y en casi todos los polipodiófitos. Tras la meiosis, las plantas homospóricas sólo producen un tipo de espora. Al germinar dichas esporas producen gametófitos bisexuales; esto es, gametófitos portadores de ambos gametangios: anteridios y arquegonios.

La *heterosporia*, o producción de dos tipos de esporas por dos tipos de esporangios, aparece en algunos de los licopodiófitos, en algunos polipodiófitos y en todas las plantas con semillas. La heterosporia surgió muchas veces en grupos no emparentados, a lo largo de la evolución de las plantas vasculares. Era corriente ya en el Devónico, hace más de 360 millones de años. Los dos tipos de esporas se denominan *microsporas* y *megásporas*, y se producen en *microsporangios* y *megasporangios*, respectivamente. Aunque "micro" implica ser



17-6
Ciclo biológico simplificado de una planta vascular.

tamaño relativo. Las microsporas dan origen a los gametófitos masculinos (microgametófitos), y las megásporas a los femeninos (megagametófitos). Ambos tipos de gametófitos unisexuales son mucho más reducidos en tamaño si se comparan con los gametófitos de las plantas vasculares homospóricas. En plantas heterospóricas los gametófitos se desarrollan dentro de la pared de la espora; en las homospóricas lo hacen fuera de la pared de la espora.

Aunque en *Equisetum* todas las esporas son idénticas morfológicamente, éstas se diferencian fisiológicamente; pues algunas dan origen a gametófitos unisexuales. *Equisetum* podría, por lo tanto, considerarse con heterosporia fisiológica, una posible etapa en la evolución de la heterosporia morfológica del tipo que acabamos de discutir.

Gametófitos y gametos

Los gametófitos relativamente grandes de las plantas homospóricas son independientes del esporófito para su nutrición, aunque el gametófito subterráneo de algunas especies (como los de *Psilotum* y ciertas especies de *Lycopodium*) son heterótrofos y dependiente de hongos endomicorrícicos. Otras especies de *Lycopodium*, como la mayoría de los polipodiófitos y equisetófitos, tienen gametófitos libres, fotosintéticos. Por el contrario, los gametófitos de las plantas vasculares heteroscópicas dependen del esporófito para su nutrición.

La evolución del gametófito en las plantas vasculares se caracteriza por una progresiva reducción en tamaño y complejidad, siendo los gametófitos de las angiospermas los más reducidos de todos (ver página 361). Los arquegonios aparecen en todas las plantas vasculares sin semilla y la mayoría de las gimnospermas pero en ninguna de las angiospermas; los anteridios también aparecen en las plantas vasculares sin semilla pero tanto las gimnospermas como las angiospermas carecen de ellas. En las plantas vasculares sin semilla, incluidos los helechos (polipodiófitos), los gametos masculinos poseen locomoción y nadan por el agua hasta el arquegonio. Estas plantas deben por lo tanto crecer donde el agua sea abundante, al menos en ciertas ocasiones.

La semilla, una estructura singular mediante la cual el embrión se desprende de la planta madre encerrado dentro de una cubierta y junto con las provisiones para su alimentación que le ayudarán a establecerse, han evolucionado en varias líneas evolutivas de plantas vasculares, al menos desde hace 360 millones de años. Entre estos grupos estarían los licopodiófitos y esfenófitos, que en tiempos pasados poseyeron estructuras semejantes a semillas pero que se tratan en este capítulo porque todos los miembros actuales de estas divisiones carecen de semillas. La evolución de la semilla –uno de los principales factores responsables del dominio de las plantas con semilla– y los principales rasgos característicos de los grupos en los que ha evolucionado esta estructura, se tratarán en el capítulo 18.

DIVISIONES DE LAS PLANTAS VASCULARES SIN SEMILLA

nes de plantas vasculares sin semilla que poseen representantes vivientes en la actualidad.

El modelo general de diversificación de las plantas puede interpretarse desde el punto de vista del dominio

nífero (ver Figura 17-9, 18-1), desde hace unos 380 hasta hace unos 290 millones de años. El ensayo de las páginas 324 y 325 trata las plantas de este periodo.

(3) Las plantas con semilla comenzaron a surgir a

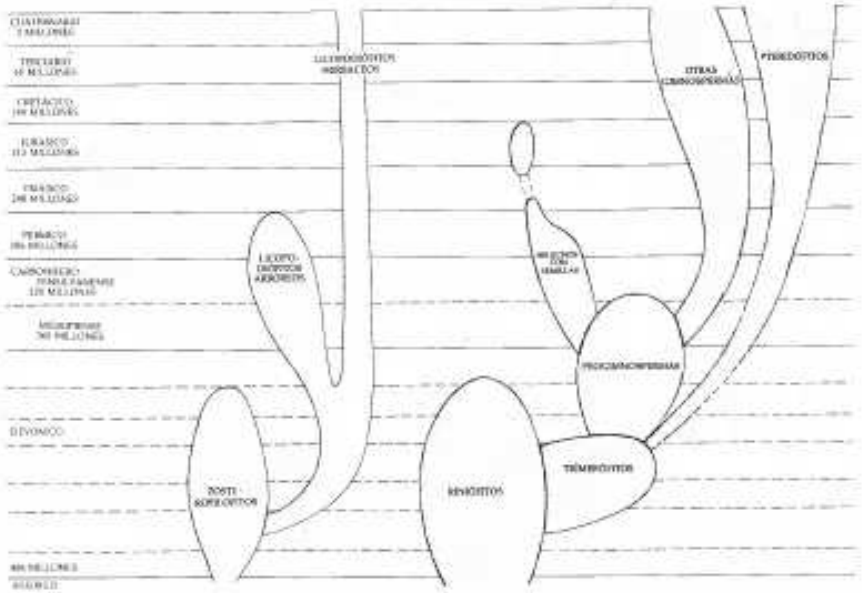
es probable que *Cooksonia* poseyera un rizoma o tallo subterráneo, del cual partiesen las ramas aéreas. Se han identificado traqueidas en pequeñas porciones maceradas del eje. *Cooksonia* se extinguió a principios del

En el Devónico proliferaron tres divisiones de plantas vasculares sin semilla –Rhyniophyta, Zosterophyllophyta y Trimerophyta– para extinguirse hace alrededor de 360 millones de años, al final de dicho periodo. Los riniófitos aparecieron al menos hace 420 millones de años, en el Silúrico. Las tres divisiones están constituidas por plantas vasculares sin semillas, relativamente sencillas en su estructura. Una cuarta división, Progymnospermophyta, o progimnospermas, se tratará en el capítulo 18, dado que los miembros de este grupo pudieron haber sido antecesores de las plantas vasculares con semilla, tanto gimnospermas como angiospermas (Figura 17-7). Además de estas divisiones extinguidas, en este capítulo trataremos las Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta y Pterophyta, cuatro divisiones que alcanzaron los cuatro grupos principales de plantas y cada grupo reemplazó ampliamente a los grupos que anteriormente habían sido dominantes. En cada caso, numerosas especies evolucionaron dentro de los grupos que fueron alcanzando el dominio. Los principales grupos fueron:

(1) Plantas vasculares primitivas, caracterizadas por una morfología sencilla y, presumiblemente, primitiva. Incluirían a los riniófitos, zosterofilófitos y trimerófitos (Figura 17-8). Las plantas vasculares primitivas fueron dominantes desde el Silúrico tardío hasta mediados del Devónico, desde hace unos 420 a 370 millones de años (ver Figura 17-1).

(2) Helechos (polipodiófitos), licopodiófitos, esfenófitos, progimnospermas. Estos grupos más complejos dominaron durante el Devónico tardío hasta el Carbonífero, al menos hace 360 millones de años, y en su evolución dieron lugar a numerosas nuevas líneas en el Pérmico. Las gimnospermas dominaron la flora terrestre a lo largo de la mayor parte del Mesozoico, hasta hace unos 100 millones de años.

(4) Las plantas con flor, que aparecen en el registro fósil hace unos 127 millones de años, se hicieron dominantes en 20 a 30 millones de años y desde entonces mantienen su dominio.



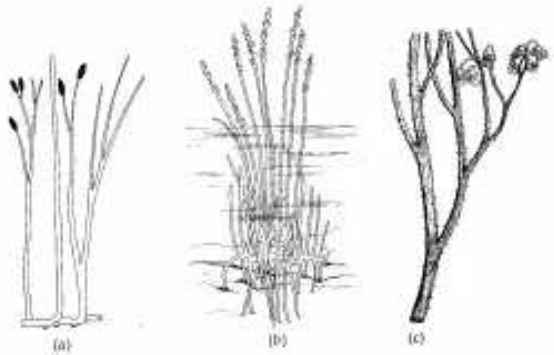
17-7
Posible curso de la evolución de las plantas vasculares desde los zosterofilófitos y riniófitos. La duración del Devónico está exagerada, y no están indicadas las posibles relaciones con las angiospermas, o plantas con flor. Se desconoce cuáles pudieron haber sido los grupos ancestrales de Psilopsida y Sphenopsida. Tan sólo se han descrito unos pocos géneros de plantas fósiles que podrían ser intermedias entre los riniófitos, que aparecieron en el Silúrico (hace unos 420 millones de años), y los zosterofilófitos, que aparecieron en el registro fósil alrededor de 10 millones de años después. Queda aún por establecer la naturaleza exacta de las relaciones entre estos dos grupos y la de su antepasado común.

DIVISIÓN RHYNIOPHYTA

Las plantas vasculares más antiguas que se conocen con detalle pertenecen a la división Rhyniophyta, un grupo que se remonta a finales del Silúrico, hace al menos 420 millones de años. El grupo se extinguió a mediados del Devónico (hace 380 millones de años). Las primeras plantas vasculares fueron probablemente semejantes a ellas; sus restos se remontan hasta hace al menos otros 15 millones de años más. Los riniófitos fueron plantas vasculares sin semilla que estaban formadas por ejes simples, ramificados dicotómicamente, con esporangios terminales. Sus cuerpos vegetativos no estaban diferenciados en raíces, tallo u hojas, y eran homosporicos. El nombre de la división proviene del de la localidad de Rhynie, en Escocia, cerca de la cual se encuentra una buena representación de estas primitivas plantas en depósitos silíceos.

Cooksonia, un riniófito que se cree habitaba llanuras fangosas, se considera la planta vascular más antigua que se conoce (ver Figuras 1-5, 17-1). Sus tallos aéreos, delgados, desprovistos de hojas, llegaban a tener 6,5 centímetros de longitud; sus esporangios eran globosos. Aunque no se sabe nada de sus porciones basales, El riniófito mejor conocido es *Rhynia* (Figura 17-8a). Probablemente se tratara de una planta de marismas, de tallos aéreos sin hojas y ramificados dicotómicamente, unidos a un rizoma por grupos compactos de rizoides que permitían la absorción de agua. Los tallos aéreos de *Rhynia*, de unos 20 a 50 centímetros de longitud y 3 a 6 milímetros de grosor, estaban cubiertos por una cutícula, tenían estomas y actuaban de órganos fotosintéticos.

La estructura interna de *Rhynia* era similar a la de muchas plantas vasculares actuales. Una cubierta uniestratificada de células superficiales, la epidermis, rodeaba el tejido fotosintético de la corteza, y el centro del eje consistía en un haz macizo de xilema, rodeado por una o dos capas de células, que podrían o no ser células floemáticas. Aparentemente, las primeras células xilemáticas en formarse ocupaban la porción central del haz, mientras que las últimas en madurar eran periféricas.



17-8
Plantas vasculares primitivas.
(a) *Rhynia major es un riniófito, una de las plantas vasculares más sencillas que se conocen. El tallo era áfilo y ramificado dicotómicamente. Los esporangios, de disposición terminal, al parecer liberaban las esporas abriéndose longitudinalmente.* (b) *En Zosterophyllum y los otros zosterofilófitos, los esporangios, agregados en una espiga terminal, se abren a lo largo de suturas marcadas que aparecían alrededor del margen exterior. Los zosterofilófitos fueron mayores que los riniófitos, pero al igual que éstos, se trataba de plantas de ramificación dicotómica, plumadas, espinosas o dentadas.* (c) *Los trimerófitos eran plantas de mayor tamaño y complejidad, con un sólido eje central con ramas laterales menores. Las ramas laterales tenían ramificación dicotómica y a menudo presentaban una masa de pares de esporangios terminales, que remataban ambos extremos. Los géneros mejor conocidos de este grupo son* Psilophyton *y* Trimerophyton. *Se muestra aquí una reproducción de* Psilophyton princeps. *Los ejemplares de* Rhynia major *llegaban hasta unos 0,5 metros de altura, mientras algunos trimerófitos alcanzaban el metro o más.*
Ver también la Figura 17-1.

DIVISIÓN TRIMEROPHYTA

La división Trimerophyta probablemente evolucionó directamente de los riniófitos; estos vegetales parecen

17-9
Reconstrucción de un bosque de pantano del período carbonífero. Ver también Figura 18-1.

DIVISIÓN ZOSTEROPHYLLOPHYTA

En depósitos de principios hasta finales del Devónico, de hace unos 408 a 370 millones de años, se han encontrado fósiles de una segunda división de plantas vasculares sin semilla extinguidas: Zosterophyllophyta. Al igual que los riniófitos, los zosterofilófitos carecían de hojas y tenían ramificación dicotómica. Es posible que el grupo fuera acuático. Los tallos aéreos estaban cubiertos de una cuticula, pero tan sólo los superiores poseían estomas, lo que indica que las ramas inferiores podrían haber estado sumergidas en fango. En *Zosterophyllum* se ha sugerido que las ramas inferiores frecuentemente producían ramas laterales que se ramificaban en dos ejes, uno que crecía hacia arriba y el otro hacia abajo (Figura 17-8b). Las ramas que crecían hacia abajo permitirían a la planta extenderse hacia afuera desde el centro, proporcionándole soporte. Los zosterofilófitos se denominan así por su semejanza con la actual *Zostera*, una angiosperma marina que superficialmente se parece a las gramíneas.

Los esporangios reniformes de los zosterofilófitos, a diferencia de los de los riniófitos, se formaban lateralmente sobre pedúnculos cortos. Estas plantas eran homospóricas. Aunque la estructura interna de los zosterofilófitos era en esencia semejante a la de los riniófitos, las primeras células xilemáticas en formarse en los zosterofilófitos estaban localizadas alrededor de la periferia del haz xilemático, y las últimas en hacerlo estaban en el centro.

Los Zosterofilófitos fueron, casi con toda seguridad, los antepasados de los licopodiófitos. Los esporangios de los primeros licopodiófitos crecían lateralmente, como los de los zosterofilófitos, y el xilema de ambas divisiones tenía diferenciación centrípeta (desde el exterior del haz hacia el centro). Los miembros de estas dos divisiones están bastante alejados de los riniófitos y trimerófitos.

representar el núcleo antepasado de los helechos (polypodiófitos), las progimnospermas, y posiblemente también el de los equisetos. Los trimerófitos, que fueron mayores y más complejos que los riniófitos y los zosterofilófitos (Figura 17-8c), aparecieron por primera vez hace unos 395 millones de años, a principios del Devónico, y se extinguieron unos 20 millones de años más tarde, hacia finales del Devónico medio, teniendo por tanto un período de existencia relativamente corto.

Aunque los trimerófitos fueron evolutivamente más avanzados que los riniófitos, aún carecían de hojas. El eje principal formaba sistemas de ramas laterales que se dividían dicotómicamente varias veces. Los trimerófitos, como los riniófitos y zosterofilófitos, fueron homospóricos. Algunas de sus ramas más pequeñas terminaban en grandes esporangios, mientras que otras eran enteramente vegetativas. Además de su patrón de ramificación más complejo, los trimerófitos tenían un haz vascular más voluminoso que los riniófitos. Junto a una corteza ancha formada por células de paredes gruesas, el gran haz vascular probablemente era capaz de sostener una planta relativamente grande. El xilema de los trimerófitos maduraba primero en el centro, como en los riniófitos. El nombre de la división proviene de las palabras griegas "tri", "meros" y "phyton", que quieren decir planta de tres partes, por la ramificación en tres de las ramas secundarias en el género *Trimerophyton*.

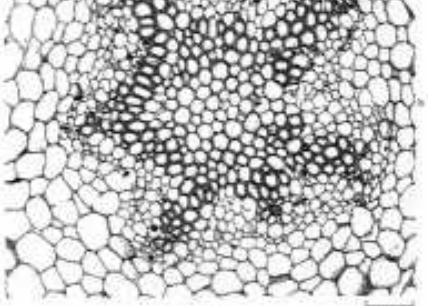
DIVISIÓN PSILOPHYTA

Psilophyta incluye dos géneros, *Psilotum* y *Tmesipteris*, ambos vivientes. *Psilotum* es de distribución tropical y subtropical; en los Estados Unidos se encuentra en Florida, Louisiana, Arizona, Texas, Hawaii y Puerto Rico, también como mala hierba común en invernaderos (en la Península Ibérica, en la provincia de Cádiz, N. del T.). *Tmesipteris* está restringido en su distribución a Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda y otras islas del Pacífico Sur. Ambos géneros son plantas muy simples que se asemejan a los riniófitos en su estructura básica.

Psilotum es único entre las plantas vasculares vivientes por carecer tanto de raíces como de hojas. El esporófito consta de una porción aérea con pequeñas excrecencias a modo de escamas, y una porción subterránea ramificada, o un sistema de rizomas con muchos rizoides (Figura 17-11). Un zigoticete endomiconcítico se encuentra en las células corticales externas de los rizomas. *Psilotum* presenta una protostela; en consecuencia, carece de ventanas foliares (Figura 17-10).

Psilotum es homospórico, produciéndose las esporas en esporangios formados al final de ramas laterales cortas. Tras la germinación, las esporas dan lugar a gametófitos bisexuales, que se asemejan a porciones del rizoma (Figura 17-11). Al igual que el rizoma, el gametófito subterráneo contiene un hongo simbiótico.

(a)



(b)

17-10
Psilotum nudum. (a) *Sección transversal del tallo mostrando los tejidos maduros.* (b) *Detalle de la protostela mostrando el xilema y floema.*

Además, algunos gametófitos poseen tejido vascular. Los gametos masculinos de *Psilotum* son plurifagelados y precisan agua para nadar hasta la ovocélula. Inicialmente el esporófito está unido al gametófito por un pie, estructura que absorbe nutrientes desde el gametófito. Más adelante se desprenderá del pie, el cual permanecerá incluido en el gametófito.

Tmesipteris crece como epífito sobre helechos arborescentes y otras plantas (Figura 17-12). Los apéndices con apariencia de hojas son mayores que las excrecencias a modo de escamas de *Psilotum*, pero en lo demás *Tmesipteris* es similar esencialmente a *Psilotum*.

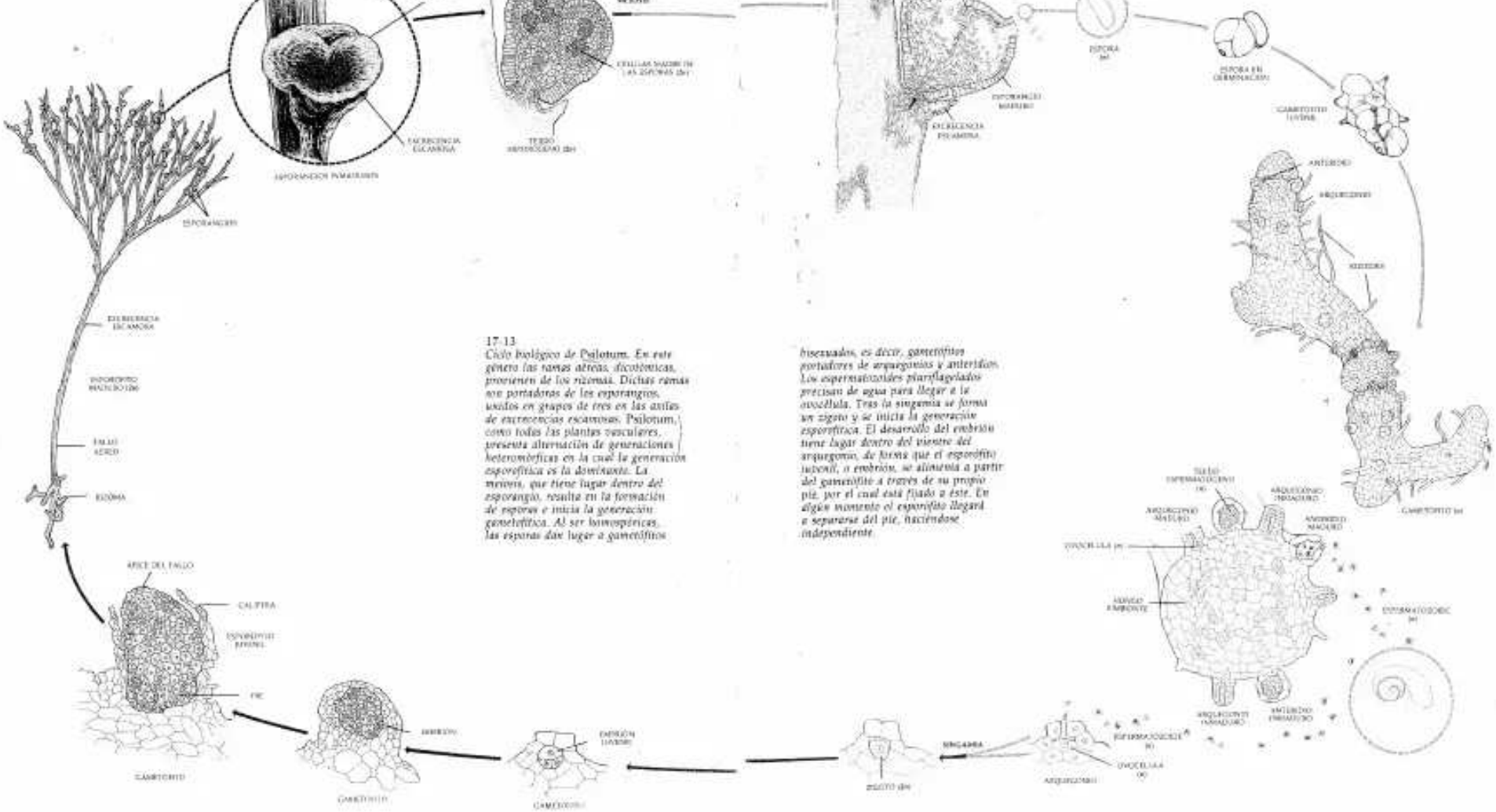
El ciclo biológico de *Psilotum* se ilustra en la Figura 17-13.

17-11
Gametófito subterráneo de Psilotum nudum. Los gametófitos son bisexuales; es decir, son portadores de anteridios y de arquegonios.

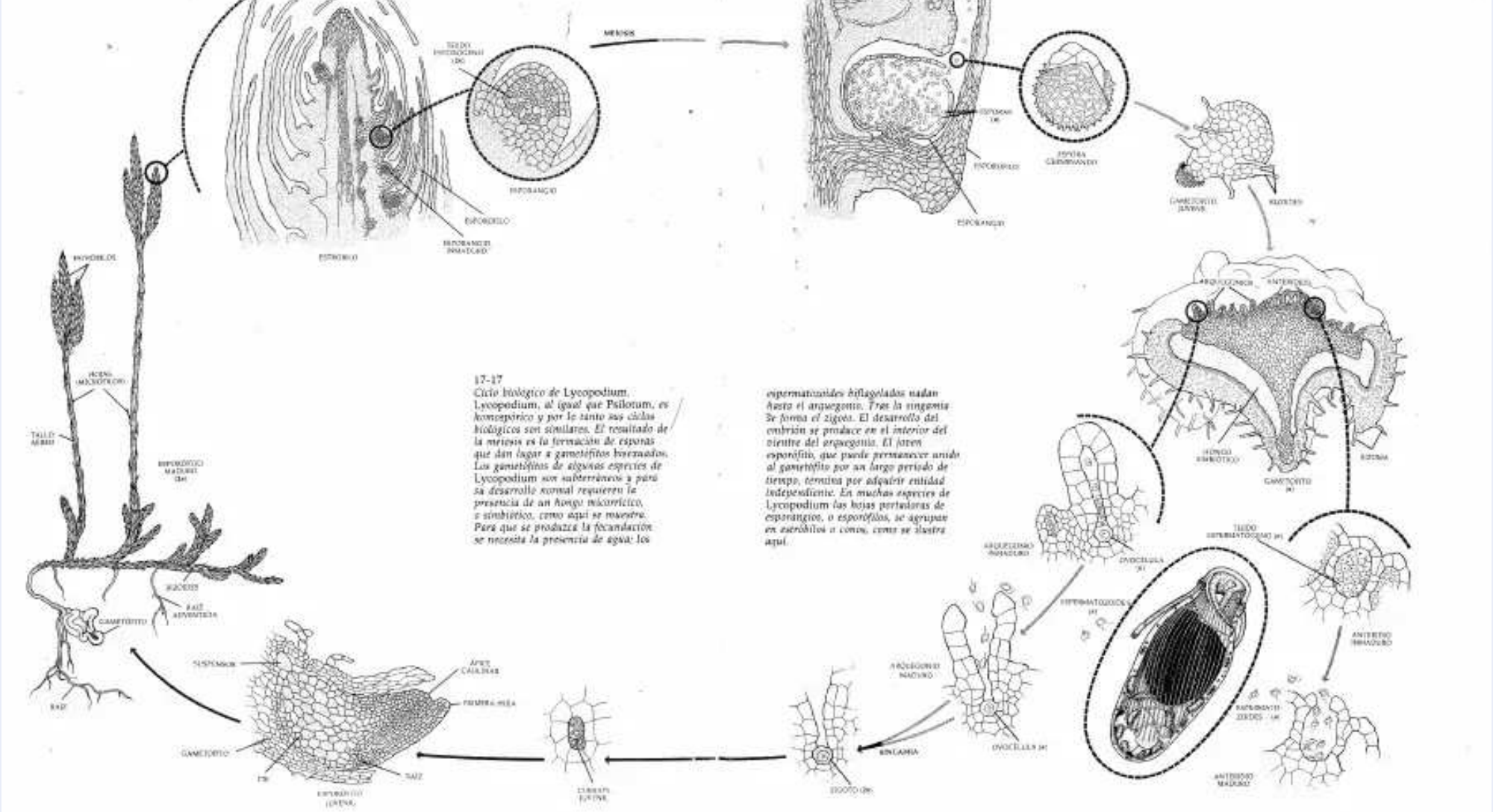
(a)

(b)

17-12
(a) Tmesipteris parva *creciendo sobre el tronco de un helecho arborescente de* Cyathea australis *en Nueva Gales del Sur, Australia.* (b) Tmesipteris lanceolata *de Nueva Caledonia.*



17-13
Ciclo biológico de Psilotum. En este género las ramas aéreas, dicotómicas, provienen de los rizomas. Dichas ramas son portadoras de los esporangios, unidos en grupos de tres en las axilas de excrecencias escamosas. Psilotum, como todas las plantas vasculares, presenta alternación de generaciones heteromórficas en la cual la generación esporofítica es la dominante. La meiosis, que tiene lugar dentro del esporangio, resulta en la formación de esporas e inicia la generación gametofítica. Al ser homosporicas, las esporas dan lugar a gametófitos bisexuales, es decir, gametófitos portadores de arquegonios y anteridios. Los espermatozoides pluriflagelados precisan de agua para llegar a la ovocélula. Tras la singamia se forma un zigoto y se inicia la generación esporofítica. El desarrollo del embrión tiene lugar dentro del vientre del arquegonio, de forma que el esporófito juvenil, o embrión, se alimenta a partir del gametófito a través de su propio pie, por el cual está fijado a éste. En algún momento el esporófito llegará a separarse del pie, haciéndose independiente.



17-17
Ciclo biológico de Lycopodium. Lycopodium, *al igual que* Psilotum, *es homosporico y por lo tanto sus ciclos biológicos son similares. El resultado de la meiosis es la formación de esporas que dan lugar a gametófitos bisexuados. Los gametófitos de algunas especies de* Lycopodium *son subterráneos y para su desarrollo normal requieren la presencia de un hongo micorrítico, o simbiótico, como aquí se muestra. Para que se produzca la fecundación se necesita la presencia de agua: los espermatozoides biflagelados nadan hasta el arquegonio. Tras la singamia se forma el zigoto. El desarrollo del embrión se produce en el interior del vientre del arquegonio. El joven esporófito, que puede permanecer unido al gametófito por un largo periodo de tiempo, termina por adquirir entidad independiente. En muchas especies de* Lycopodium *las hojas portadoras de esporangios, o esporófilos, se agrupan en estróbilos o conos, como se ilustra aquí.*

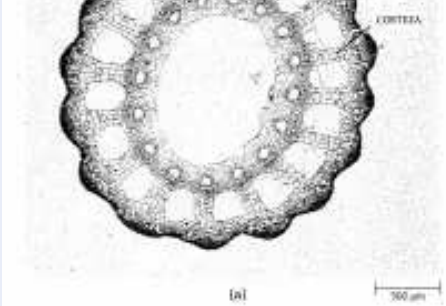
17-22
Ciclo biológico de Selaginella, *que es heterospórica. Dos tipos de esporangios —microsporangios y megasporangios— se forman juntos, sobre el mismo estróbilo en el esporófito. Las microsporas producidas en el microsporangio se desarrollan para dar microgametófitos y las megásporas producidas en los megasporangios para dar megagametófitos. Las microsporas y megásporas son liberadas muy cerca unas de otras; los espermatozoides sólo deben nadar una corta distancia para alcanzar las oocélulas. Cada esporangio está flanqueado por un apéndice escamiforme llamado lígula.*

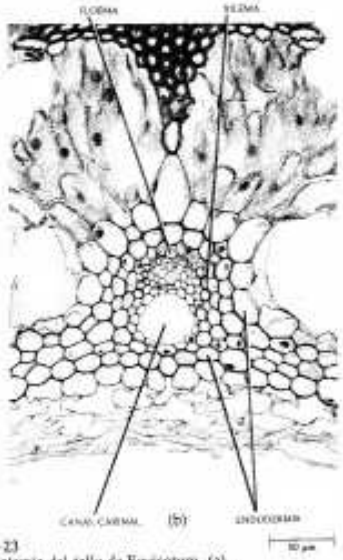
En plantas heterospóricas como Selaginella, *el desarrollo de los gametófitos comienza dentro de las paredes de las esporas. Al igual que en las plantas con semilla, el esporófito juvenil se halla encerrado por los tejidos del megagametófito, y el principal suministro de alimento para el embrión en desarrollo proviene del material almacenado en la megáspora. No obstante, en el embrión de* Selaginella *no existe período de latencia, como lo hay en las plantas con semilla, ni existen tegumentos que den lugar a una cubierta como se da en las plantas con semilla.*

modo de escamas, de estructura sencilla pero que probablemente se trate de megafilos reducidos, se disponen en verticilos en los nudos. Las ramas, cuando existen, parten lateralmente de los nudos, alternando con las hojas. Los entrenudos (las porciones del tallo

DIVISIÓN PTEROPHYTA

Estos helecho han sido relativamente abundantes en el registro fósil desde el Carbonífero (ver el ensayo de las páginas 324 y 325 y Figura 18-1) hasta la actualidad, y





17-23
Anatomía del tallo de Equisetum. *(a) Sección transversal del tallo, mostrando los tejidos maduros. (b) Detalle del haz vascular, mostrando el xilema y floema.*

entre nudos consecutivos) están surcados por costillas, y en sus células epidérmicas se localizan depósitos de sílice. Las colas de caballo se han utilizado desde antiguo como estropajo para fregar cacharros de cocina. Las raíces son adventicias y se forman en los nudos de las rizomas.

Los tallos aéreos de *Equisetum* se forman a partir de rizomas subterráneos ramificados y, aunque pueden morir en épocas desfavorables, los rizomas son perennes. El tallo aéreo es anatómicamente complejo (Figura 17-23). En la madurez los entrenudos contienen una médula hueca, rodeada por un conjunto de canales menores llamados canales carinales. Cada uno de estos canales menores está asociado a un haz de xilema y floema primarios.

Equisetum es homospórico. Los esporangios están dispuestos en grupos de cinco a diez en los márgenes de pequeñas estructuras peltadas, en forma de sombrilla, que se denominan *esporangióforos* (ramas portadoras de esporangios), agrupadas en estróbilos en el ápice del tallo (Figuras 17-21a y 17-26). Los tallos fértiles de algunas especies no contienen mucha clorofila, por lo que en estas especies los tallos fértiles son claramente distinguibles de los vegetativos, a menudo aparecen antes que aquéllos, a principios de primavera (Figura 17-21). En otras especies de *Equisetum* los estróbilos se forman en los extremos de tallos vegetativos (Figura 10-7d, página 156). Cuando las esporas maduran el esporangio se contrae y se abre a lo largo de su superficie interna, liberando numerosas esporas. Los eláteres, que provienen de la capa externa de la pared de la espora, se enrollan cuando se humedecen y se desenrollan al secarse. Al parecer, este mecanismo juega algún papel en la dispersión de las esporas.

Los gametófitos de *Equisetum* son verdes y de vida independiente, generalmente del tamaño de una cabeza de alfiler; se instalan principalmente en el fango de sitios recientemente inundados y por lo tanto rico en nutrientes. Los gametófitos (Figura 17-24), que alcanzan la madurez sexual a las 3 o 5 semanas, son bisexuales o masculinos. En los gametófitos bisexuales los arquegonios se desarrollan antes que los anteridios; este patrón de desarrollo aumenta la probabilidad de fecundación cruzada. Los espermatozoides son multiflagelados y precisan de agua para alcanzar las ovocélulas. Las ovocélulas de varios arquegonios pueden ser fecundadas en un mismo gametófito, y desarrollarse como embriones, o esporófitos jóvenes.

El ciclo biológico de *Equisetum* está representado en la Figura 17-26 en las páginas 322 y 323.

17-24
Equisetum. Gametófito bisexuale mostrando gamentangios masculinos y femeninos. Compárese este gametófito con el que se muestra en la Figura 16-2, de 400 millones de años de antigüedad, procedente de Escocia.

grupos próximos emparentados con ellos se remontan al Devónico. Alrededor de dos tercios de las 12 000 especies vivientes se hallan en regiones tropicales, y el tercio restante habita las regiones templadas del globo, incluidas las áreas desérticas. Los helechos son, con mucho, el mayor grupo de plantas vasculares sin semilla vivientes.

Tanto en su forma como en los hábitats en los que viven, los helechos presentan una gran diversidad (Figura 17-25). Algunos helechos son bastante "poco helechos" en apariencia; por ejemplo, *Salvinia*, un helecho acuático, tiene hojas no divididas de hasta 2 centímetros de largo. Más aspecto de helecho tiene *Azolla*, un helecho acuático flotante (ver Figura 26-16, página 535) de importancia en ecosistemas agrícolas y naturales por la simbiosis con la cianobacteria fijadora de nitrógeno que se aloja en unas cavidades en la base de sus hojas. En el otro extremo en cuanto a tamaño están los helechos arborescentes (Figura 17-25b), como los del género *Cyathea*, algunos de los cuales registran alturas de más de 24 metros y sus hojas 5 metros o más de longitud. Aunque los troncos de tales helechos arborescentes pueden tener 30 centímetros o más de diámetro, sus tejidos son de origen enteramente primario. Sólo en *Botrychium*, relativamente pequeño y herbáceo, se conoce la existencia de un cámbium vascular.

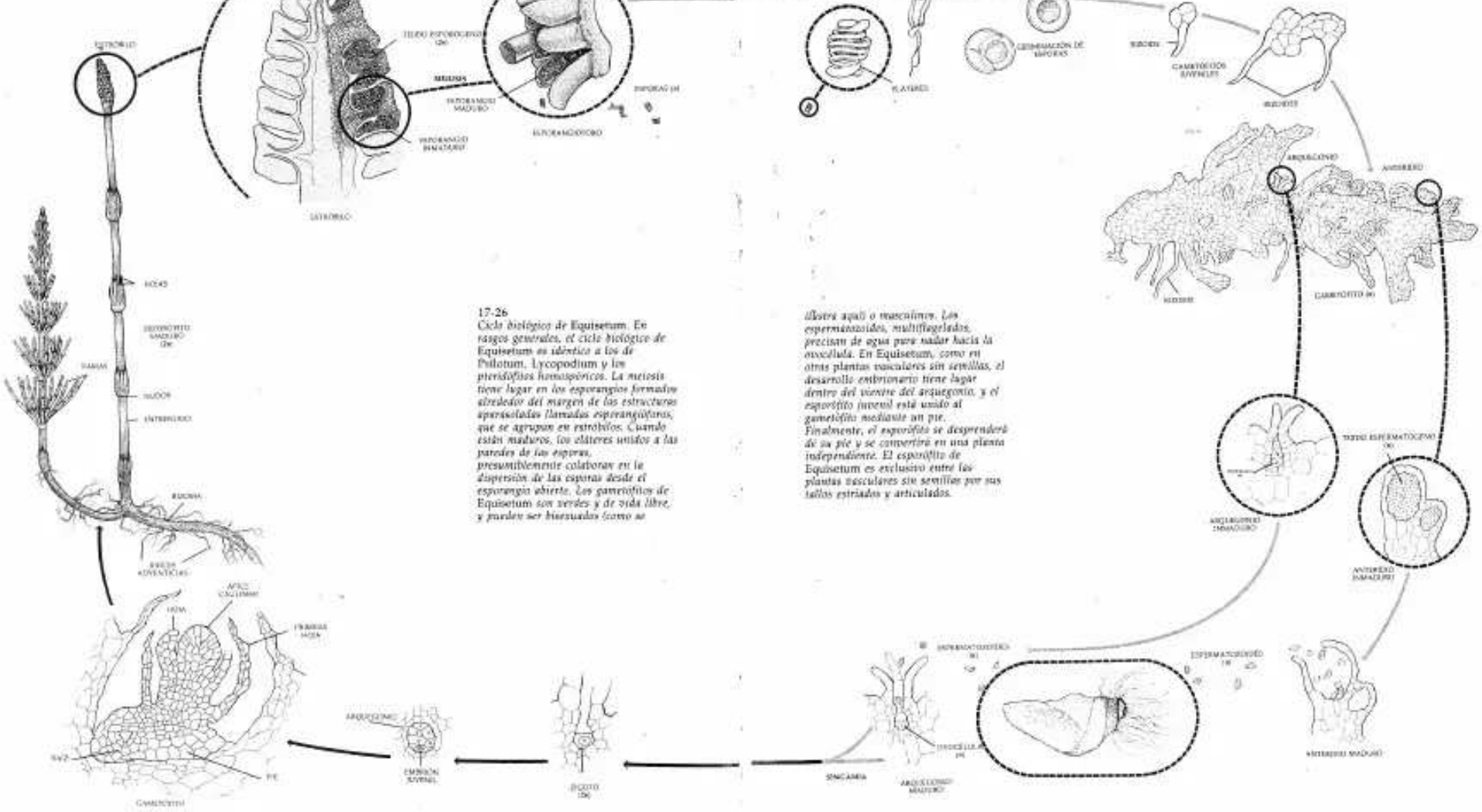
(a)

(b)

(c)

(d)

17-25
Diversidad de los pteridófitos (a) Osmunda cinnamomea *(b) Un helecho arborescente,* Dicksonia squarrosa, *de Nueva Zelanda. (c)* Northolaena neglecta *que crece sobre calizas y se encuentra en Texas, Arizona y Nuevo México. (d)* Marsilea *un pteridófito acuático heterospórico.*



17-26
Ciclo biológico de Equisetum. *En rasgos generales, el ciclo biológico de* Equisetum *es idéntico a los de* Psilotum, Lycopodium *y los pteridófitos homosporicos. La meiosis tiene lugar en los esporangios formados alrededor del margen de las estructuras aparasoladas llamadas esporangióforos, que se agrupan en estróbilos. Cuando están maduros, los eláteres unidos a las paredes de las esporas, presumiblemente colaboran en la dispersión de las esporas desde el esporangio abierto. Los gametofitos de* Equisetum *son verdes y de vida libre, y pueden ser bisexuales (como se ilustra aquí) o masculinos. Los espermatozoides, multiflagelados, precisan de agua para nadar hacia la oosfera. En* Equisetum, *como en otras plantas vasculares sin semillas, el desarrollo embrionario tiene lugar dentro del vientre del arquegonio, y el esporófito juvenil está unido al gametófito mediante un pie. Finalmente, el esporófito se desprenderá de su pie y se convertirá en una planta independiente. El esporófito de* Equisetum *es exclusivo entre las plantas vasculares sin semillas por sus tallos estriados y articulados.*

PLANTAS DE LA EDAD DEL CARBÓN

El total anual de dióxido de carbono implicado en la fotosíntesis es de unas 300 000 millones de toneladas.

métricas, es decir, aproximadamente la décima parte del dióxido de carbono presente en la atmósfera. El total de dióxido de carbono devuelto a la atmósfera como resultado de la oxidación de estos mismos materiales vivientes es aproximadamente la misma cantidad, variando tan sólo en una parte por 10.000. Esta pequeña diferencia está causada por el enterramiento de organismos en los sedimentos o en el fango en condiciones de falta de oxígeno en las que la descomposición es sólo parcial. Esta acumulación de material vegetal parcialmente descompuesto se conoce con el nombre genérico de turba (ver página 298). La turba puede quedar finalmente recubierta por rocas sedimentarias que ejercen sobre ella una cierta presión. En función del tiempo, la temperatura y otros factores puede comprimirse y formar carbón duro o blando, es decir un combustible fósil.

Durante ciertos períodos de la historia de la Tierra, la tasa de formación de carbones fósiles fue mayor que la que se da en la actualidad. Uno de estos momentos fue el período Carbonífero, que duró desde hace 360 millones de años hasta hace 286 (ver Figuras 17-9 y 18-1). Las tierras eran bajas, cubiertas por mares poco profundos o por pantanos y en lo que ahora son las regiones templadas de Europa y Norteamérica las condiciones eran favorables para un crecimiento prolongado durante todo el año. Estas regiones eran tropicales o subtropicales y el ecuador estaba situado en una línea que pasaba por la cadena de los Apalaches, el norte de Europa y a través de Ucrania. Estas tierras pantanosas estuvieron dominadas por cinco grupos de plantas, de las cuales tres eran plantas vasculares sin semillas: licopodiófitos, esfenófitos (calamites) y pteridófitos. Los otros dos grupos eran tipos de gimnospermas con semillas –helechos con semillas (Pteridospermales) y coedaitinas (Coedaitales).

Licopodiófitos arbóreos

Dos terceras partes de la "Edad del Carbón", a finales del Carbonífero (Pensylvaniense) estuvieron dominadas por licopodiófitos arbóreos, la mayoría de los cuales llegaron a alcanzar de 10 a 35 metros de altura y presentaban una ramificación escasa (a). Después de que la planta había alcanzado más de la mitad de su altura total, el tronco se ramificaba dicotómicamente. Las sucesivas ramificaciones producían ramas cada vez más pequeñas hasta que finalmente los ápices de las ramas perdían su capacidad para seguir creciendo. Las ramas sostenían largos microfilos. El soporte mecánico de los licopodiófitos arbóreos se debía a una gruesa periderm is que rodeaba a un xilema relativamente pequeño. Puesto que su sistema radicular era muy superficial, estas plantas de los pantanos eran fácilmente derribadas por el viento.

Al igual que *Selaginella* e *Isoetes*, los licopodiófitos arbóreos eran heterospóricos y sus esporófilos estaban agrupados en conos o estróbilos. Algunos de estos árboles producían estructuras del tipo de las semillas.

Cuando los pantanos empezaron a secarse y el clima de Euroamérica empezó a cambiar a finales del período Carbonífero, los licopodiófitos arbóreos desaparecieron de la noche a la mañana, en términos geológicos. Durante el Carbonífero también existieron licopodiófitos herbáceos, parecidos a *Lycopodium* y *Selaginella*, algunos de cuyos representantes han sobrevivido hasta nuestros días; de ellos existen cuatro géneros vivientes en la actualidad.

(a)

Uno de los árboles dominantes de finales del Carbonífero fue el licopodiófito Lepidodendron, *alguno de cuyos ejemplares llegaron a alcanzar los 40 metros o más.*

Calamites

Los calamites, o equisetos gigantes, eran plantas de proporciones arbóreas que alcanzaban alturas de 18 metros o más (ver Figura 18-1). Al igual que las plantas de *Equisetum*, las de los calamites estaban formadas por una parte aérea ramificada y por un sistema rizomatoso subterráneo. Además, las hojas y ramas formaban verticilos en los nudos. Incluso los tallos eran muy parecidos a los de *Equisetum*, excepto en la presencia de un xilema secundario que proporcionaba la mayor parte del diámetro de los troncos (que podían llegar a tener 35 cm de diámetro). Se considera que los calamites, con varios géneros diferentes, pertenecen al mismo orden que el género vivo *Equisetum*.

Los apéndices fértiles, o esporangióforos, de los calamites estaban agrupados en conos. Aunque la mayoría eran homospóricos, algunas colas de caballo gigantes eran heterospóricos. A diferencia de la mayoría de los licopodiófitos arbóreos, las colas de caballo gigantes sobrevivieron después del Carbonífero y llegaron a ser abundantes durante el Pérmico.

(b)

Uno de los grupos de gimnospermas más interesantes es el de los helechos con semillas, un amplio grupo de plantas primitivas formadoras de semillas que aparecieron a finales del Devónico y que alcanzaron una gran expansión durante 125 millones de años. Los restos de estas extrañas plantas son comunes en las rocas del período Carbonífero y los paleobotánicos los conocen desde hace más de un siglo. Sus partes vegetativas son tan parecidas a las de los helechos verdaderos que durante muchos años se agruparon junto a ellos. El dibujo es una reproducción de Medullosa noei *que tenía unos 5 metros de alto.*

(c)

Extremo de una rama joven de la conífera primitiva Cordaites, *con largas hojas acintadas y con conos.*

Helechos

Muchos de los helechos representados en el registro fósil se pueden reconocer como miembros de familias primitivas vivas en la actualidad. La "Edad de los Helechos" a finales del Carbonífero estuvo dominada por helechos arborescentes como *Psaronius*. Este helecho, de hasta 8 metros de alto, tenía una estela que se expandía hacia el ápice y que en su parte inferior estaba cubierta por raíces adventicias, las cuales jugaban el papel de soportar a la planta. El tronco de *Psaronius* terminaba en un grupo de grandes frondes divididas de forma pinnada (ver Figura 8-1).

Plantas con semillas

Los dos grupos restantes que dominaron las tierras bajas tropicales de Euroamérica fueron los helechos con semillas y las coedaitinas. En las rocas del Carbonífero no es raro encontrar restos de helechos con semillas (b). Sus grandes frondes divididas de forma pinnada se parecían tanto a las de los helechos verdaderos que durante mucho tiempo se consideraron como tales. Finalmente, en 1905, F. W. Oliver y D. H. Scott demostraron que estas plantas producían semillas y que por lo tanto eran gimnospermas. Muchas especies eran pequeñas, arbustivas o trepadoras. Otras probablemente fueron árboles de porte elevado. Las frondes de estas plantas nacían del extremo de los tallos o troncos y los microsporangios y las semillas se formaban sobre ellas. Este grupo sobrevivió hasta comienzos de la era Mesozoica. Se ha sugerido que este grupo de plantas y los helechos verdaderos evolucionaron a partir de un antepasado común; no obstante, en la Figura 17-7 se ve una hipótesis más probable.

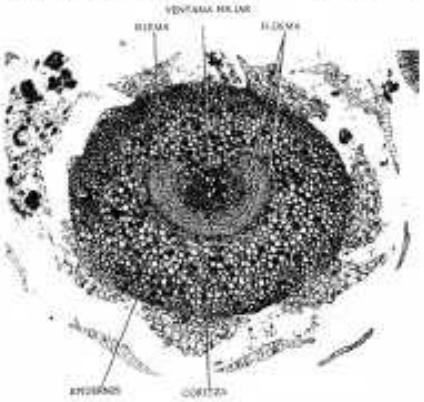
Las coedaitinas estuvieron ampliamente distribuidas durante el Carbonífero, tanto en zonas pantanosas como en ambientes secos. Aunque algunos miembros de este orden eran arbustivos, muchos eran árboles altos (de 15 a 30 metros) y muy ramificados que formaban extensos bosques. Sus hojas estrechas de hasta 1 metro de largo estaban dispuestas en espiral en los extremos de las ramas más jóvenes (c). El centro del tronco estaba ocupado por una gran médula y tenían un cámbium vascular que formaba un cilindro completo de xilema secundario. El sistema radicular, localizado en la base de la planta, también contenía xilema secundario. Las plantas formaban en ramas separadas conos productores de polen y estructuras parecidas a conos portadores de semillas. Las coedaitinas también fueron abundantes durante el Pérmico (hace 286 a 248 millones de años), el período frío y seco que sucedió al Carbonífero.

Conclusión

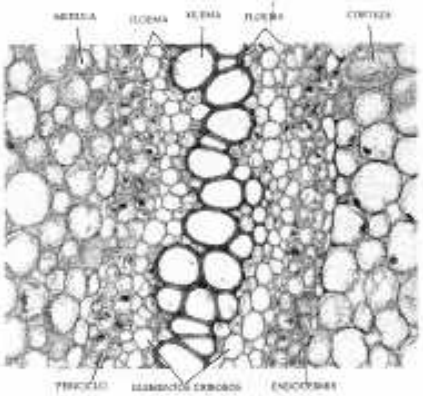
Las plantas productoras del carbón que dominaron las regiones tropicales de Euroamérica durante el Carbonífero –los licopodiófitos arbóreos– se extinguieron antes de llegar al Pérmico, un período en el que aumentó la sequía tropical y en el que se generalizaron los ambientes templados y fríos. Sólo los parientes herbáceos de los licopodiófitos y equisetos arbóreos del Carbonífero persistieron hasta llegar a nuestros días, junto a varias familias de helechos que aparecieron durante el Carbonífero. Tanto los helechos con semillas como las coedaitinas acabaron desapareciendo. Tan sólo un grupo de las gimnospermas del Carbonífero, las coníferas (que no era un grupo dominante en aquel período) sobrevivió y acabó originando nuevas formas durante el Pérmico. Las coníferas actuales, junto a las otras plantas con semillas se tratan en el Capítulo 18.

17-27
Anatomía de los rizomas de pteridófitos (a) Adiantum, *culantrillo de pozo o cabello de Venus. Secciones transversales de un rizoma, mostrando la sifonostela. Nótese la ancha ventana foliar.* (b) *Sección transversal de una parte de la región vascular del rizoma del helecho arborescente* Dicksonia. *El floema está compuesto principalmente de elementos cribosos; el xilema está enteramente compuesto por traqueidas.*

17-29
Los soros son agrupaciones de esporangios que aparecen en el envés de las hojas de los helechos. (a) *En* Dennstaedtia punctilobulata *y otros*



(a)



(b)

La mayoría de los helechos de jardines y bosques de las regiones templadas tienen rizomas sifonostélicos carnosos (Figura 17-27) que producen nuevos conjuntos de hojas cada año. Las raíces son adventicias y nacen de los rizomas, cerca de la base de las hojas. Las hojas, o *frondes*, son megafilos y constituyen la parte más conspicua del esporófito. La alta proporción superficie/volumen que presentan hace que estas frondes sean unos órganos fotosintéticos mucho más eficientes que los microfilos de los licopodiófitos. Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semillas que poseen megafilos. Normalmente las frondes son compuestas; es decir, la lámina está dividida en folíolos o *pinnas*, que están unidas al raquis, una extensión del pedúnculo foliar o pecíolo. En casi todos los helechos, las hojas jóvenes están enrolladas en la prefoliación en forma de báculo de obispo (Figura 17-28). Este tipo de desarrollo foliar se denomina *vernación circinada* y resulta de un crecimiento más rápido en la cara inferior que en la superior. Este crecimiento diferencial está controlado por una hormona, la auxina, que producen las pinnas jóvenes en el interior del báculo.

Todos los géneros de pteridófitos, excepto unos pocos, son homospóricos. Los esporangios están dispuestos en la superficie inferior de las hojas, sobre hojas especialmente modificadas o sobre ejes diferenciados (Figura 17-29). Los esporangios generalmente se presentan en grupos llamados *soros*. En muchos géneros los soros están cubiertos por excrecencias especializadas de la hoja, los *indusios*, que pueden encogerse cuando los esporangios están maduros (Figura 17-30). Para entonces, las esporas maduran (el resultado de la meiosis en las células madre de las esporas) son expulsadas a través de grietas producidas por células del

17-28
"Báculos de Obispo" de Osmunda cinnamomea. *Aunque antiguamente a veces se cocinaban y comían, actualmente existe la sospecha de que las frondes de los helechos son algo tóxicas.*

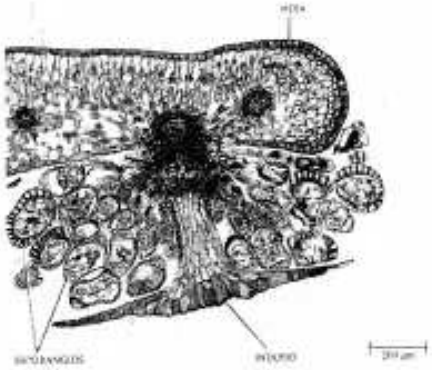
(a)

(b)

(c)

(d)

helechos de este género, los soros están desnudos. (b) En el helecho Pteridium aquilinum, *que se muestra aquí, así como en los del culantrillo de pozo* (Adiantum), *los soros se disponen a lo largo de los márgenes de las láminas foliares, las cuales se enrollan sobre ellos. (c) En el helecho* Dryopteris marginalis *los soros, que también están localizados a lo largo de los márgenes de las láminas, están enteramente cubiertos por indusios reniformes. (d) En* Onoclea sensibilis *los esporangios globulares se encuentran sobre pedúnculos que difieren mucho de las hojas. Muchos esporangios tienen mecanismos de dehiscencia especializados, con paredes que constan de una única capa de células. Sin embargo, en grupos más primitivos de pteridófitos los esporangios tienen paredes formadas por varias capas de células y simplemente se abren a lo largo de una línea de células de paredes más delgadas.*



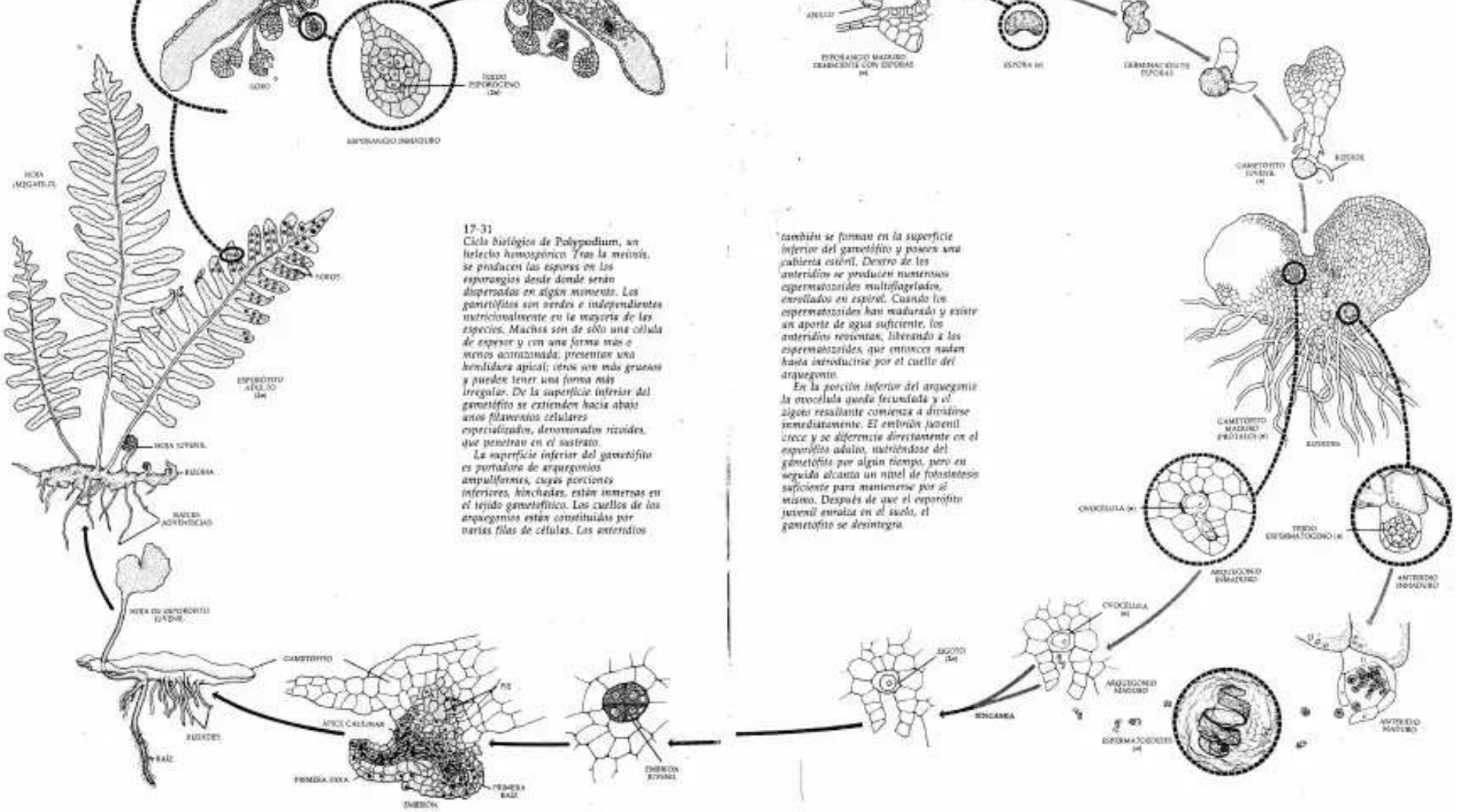
17-30
Cyrtomium falcatum, *un helecho homospórico. Sección transversal de una hoja, mostrando un soro sobre la superficie abaxial. Los esporangios se encuentran en diferentes estadios de desarrollo y están protegidos por un indusio en forma de sombrilla.*

esporangio. Los esporangios son pedunculados y cada uno contiene una capa especial de células con paredes desigualmente engrosadas, llamado *anillo*. La contracción del anillo causa la rotura del esporangio. La expansión repentina del anillo resulta en la descarga de las esporas a modo de catapulta.

La heterosporia en los helechos (polipodiófitos) vivientes está restringida a dos grupos especializados de helechos acuáticos (Figura 17-25d); algunos pteridófitos extinguidos eran homospóricos.

Las esporas de la mayoría de los helechos homospóricos dan lugar a gametófitos libres bisexuales. El gametófito comienza su desarrollo como una cadena de células verde pálido semejantes a un alga, llamada protonema. Éste se desarrolla en una estructura membranosa, plana, en forma de corazón, el *protalo*, con numerosos rizoides en el centro de su superficie inferior. Tanto los anteridios como los arquegonios se desarrollan en la cara ventral del protalo. Los anteridios generalmente aparecen antes que los arquegonios, sobre todo entre los rizoides. Los arquegonios se forman entonces cerca de la escotadura o hendidura, en el extremo anterior del gametófito. La diferencia en el tiempo de aparición de ambos tipos de gametangios promueve la fecundación cruzada en los helechos. Se requiere la presencia de agua para que los espermatozoides, multiflagelados, naden hasta las ovocélulas tanto en helechos homospóricos como heterospóricos.

En las etapas iniciales del desarrollo el embrión, o



17-31
Ciclo biológico de Polypodium, un helecho homospórico. Tras la meiosis, se producen las esporas en los esporangios desde donde serán dispersadas en algún momento. Los gametófitos son verdes e independientes nutricionalmente en la mayoría de las especies. Muchos son de sólo una célula de espesor y con una forma más o menos acorazonada; presentan una hendidura apical; otros son más gruesos y pueden tener una forma más irregular. De la superficie inferior del gametófito se extienden hacia abajo unos filamentos celulares especializados, denominados rizoides, que penetran en el sustrato.

La superficie inferior del gametófito es portadora de arquegonios ampuliformes, cuyas porciones inferiores, hinchadas, están inmersas en el tejido gametofítico. Los cuellos de los arquegonios están constituidos por varias filas de células. Los anteridios también se forman en la superficie inferior del gametófito y poseen una cubierta estéril. Dentro de los anteridios se producen numerosos espermatozoides multiflagelados, enrollados en espiral. Cuando los espermatozoides han madurado y existe un aporte de agua suficiente, los anteridios revientan, liberando a los espermatozoides, que entonces nadan hasta introducirse por el cuello del arquegonio.

En la porción inferior del arquegonio la ovocélula queda fecundada y el zigoto resultante comienza a dividirse inmediatamente. El embrión juvenil crece y se diferencia directamente en el esporófito adulto, nutriéndose del gametófito por algún tiempo, pero en seguida alcanza un nivel de fotosíntesis suficiente para mantenerse por sí mismo. Después de que el esporófito juvenil enraíza en el suelo, el gametófito se desintegra.

esporófito juvenil, recibe nutrientes del gametófito a través del pie. En cualquier caso, el desarrollo es rápido y el esporófito en seguida se hace independiente, momento en que el gametófito se desintegra.

Los ciclos biológicos de las plantas vasculares sin semilla son esencialmente similares unos a otros: alternación de generaciones heteromorfas en la que el esporófito es la generación dominante y de vida libre. Los gametófitos de las especies homosporas son bisexuales, produciendo anteridios y

BOSTER, A. S. and E. M. GIFFORD. *Comparative Morphology of Vascular Plants*. 2 ed., Freeman Company, New York, 1974.
Un tratado general, bien organizado, sobre plantas vasculares que contiene gran cantidad de material.

En la Figura 17-31 se muestra el ciclo biológico de un helecho homospórico.

RESUMEN

Las plantas vasculares contienen xilema y floema y muestran alternación de generaciones en la cual el esporofito es la fase dominante e independiente nutricionalmente.

Los cuerpos vegetativos de muchas plantas vasculares constan enteramente de tejidos primarios. Actualmente, el crecimiento secundario está restringido sobre todo a las plantas con semilla, aunque se daba en varios grupos fósiles no emparentados de plantas vasculares sin semillas. Los tejidos vasculares primarios y los fundamentales asociados a ellos aparecen en tres disposiciones básicas: (1) la protostela, que consta de un centro macizo de tejido vascular; (2) la sifonostela, que contiene una medula rodeada de tejido vascular; y (3) la eustela, que consta de un sistema de haces rodeando a la medula y separados entre sí por tejido fundamental.

Las raíces evolucionaron a partir de porciones subterráneas del cuerpo vegetativo primitivo. Las hojas se originaron en más de una forma. Los microfilos, hojas de nervadura única cuyos rastros foliares no están asociados a intersticios foliares, evolucionaron como excrecencias superficiales laterales del tallo. Están asociados con protostelas y son característicos de los licopodiófitos. Los megafilos, hojas con una compleja nerviación y rastros foliares asociados a intersticios foliares, evolucionaron a partir de sistemas de ramificaciones. Los megafilos están asociados a sifonostelas y eustelas.

Las plantas vasculares son tanto homospóricas como heterospóricas. Las homospóricas producen un solo tipo de espora que da lugar a un gametófito bisexual. Las heterospóricas producen microsporas y megasporas que al germinar dan lugar a gametófitos masculinos y gametófitos femeninos, respectivamente. Los gametófitos de las plantas heterospóricas son mucho más reducidos en tamaño, comparado con los de las plantas homospóricas. En la historia de las plantas vasculares la heterosporía ha evolucionado en diversas ocasiones. Ha habido una larga y continua tendencia evolutiva hacia la reducción del gametófito en tamaño y complejidad, la cual culmina en las angiospermas. Las plantas vasculares sin semilla tienen arquegonios y anteridios; los arquegonios se han perdido en todas las gimnospermas, con algunas excepciones, y en las angiospermas se han perdido tanto los anteridios como los arquegonios.

Las plantas vasculares se remontan a hace como mínimo 430 millones de años; las más antiguas de las que se conocen sus detalles estructurales pertenecen a la división Rhyniophyta, cuyos fósiles más antiguos datan del final del Silúrico, hace unos 420 millones de años. Los cuerpos vegetativos de los rinofitos y otras plantas coetáneas eran simples, con ejes carentes de raíces y hojas. El tipo de ramificación era dicótoma. Con la especialización evolutiva surgieron diferencias morfológicas y fisiológicas entre las diversas partes del cuerpo vegetativo, proporcionando la diferenciación de raíz, tallo y hoja.

Las actuales plantas vasculares sin semillas se clasifican en cuatro divisiones: Psilophyta (*Psilotum* y *Tmesipteris*), Lycophyta (que incluye a *Lycopodium*, *Selaginella* e *Isoetes*), Sphenophyta (*Equisetum*), y Pterophyta (helechos). La mayoría de las plantas vasculares sin semilla son homospóricas. La heterosporía está presente en *Selaginella*, *Isoetes* y algunos helechos acuáticos.

Los licopodiófitos son vasculares, predominantemente arborescentes y arquegonios, y son independientes del gametófito en su nutrición. Los de las especies heterospóricas, a excepción de unos pocos géneros de pteridófitos heterospóricos, son unisexuales, muy reducidos en tamaño y dependientes de las sustancias de reserva que provienen del esporófito para su nutrición. Todas las plantas vasculares sin semillas tienen espermatozoides móviles, y es necesaria la presencia de agua para su desplazamiento hasta las ovocélulas.

Los psilófitos difieren de las demás plantas vasculares vivientes por carecer de hojas (con la posible excepción de *Tmesipteris*) y de raíces. Los licopodiófitos se caracterizan por la presencia de microfilos asociados a protostelas; los miembros de las demás divisiones tienen megafilos asociados a sifonostelas o eustelas.

Dos de las cuatro divisiones de plantas vasculares sin semillas que poseen representantes vivos, los licopodiófitos y esfenófitos, se remontan al periodo Devónico. Entre las plantas vasculares sin semillas, tan sólo los helechos (pteridófitos), que aparecieron por primera vez en el registro fósil en el Carbonífero, están representados en la actualidad por un gran número de especies vivientes, alrededor de 12.000.

Cinco grupos de plantas vasculares dominaron las tierras pantanosas del Carbonífero (la "Edad del Carbón"), y tres de ellos fueron plantas vasculares sin semilla: licopodiófitos, esfenófitos y pteridófitos. Los otros dos eran gimnospermas: los helechos con semilla y las cordaitinas.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

BANKS, H. P. *Evolution and Plants of the Past*. Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1970.*

Una introducción a la evolución de los vegetales tal como la revela el registro fósil.

BEARDSLEY, D. W. *Morphology of Vascular Plants*. The Macmillan Company, New York, 1971.

Un detallado estudio, ampliamente ilustrado, de la morfología de las plantas vasculares.

DOYLE, W. T. *The Biology of Higher Cryptogams*. The Macmillan Company, New York, 1970.*

Un tratado conciso de la biología de los briófitos y las plantas vasculares sin semilla, poniendo énfasis en el desarrollo y las relaciones evolutivas.

ESAU, K. *Plant Anatomy*, 2 ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.

El trabajo clásico en la disciplina; una obra bien ilustrada que considera todos los aspectos de la anatomía vegetal.

ESAU, K. *Anatomy of Seed Plants*, 2 ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

Una obra más breve que la anteriormente citada; excelente como libro de texto y de referencia.

FAHN, A. *Plant Anatomy*, 3 ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N.Y., 1982.*

Un libro de texto bien ilustrado y actualizado que considera todos los aspectos de la anatomía vegetal.

GENSEL, P. G., and H. N. ANDREWS. *Plant Life in the Devonian*, Praeger Publishers, New York, 1984.

Esta obra amenada perfila lo que se sabe respecto a las plantas vasculares primitivas durante la época de su evolución más activa.

MILNE, D., et al. (Eds). *The Evolution of Complex and Higher Organisms*, NASA Special Publication 478, U.S. Government Printing Office, 1983.

Un resumen conciso de la historia de la vida pluricelular sobre la Tierra, incluyendo una revisión actualizada de la historia de las plantas fósiles.

RADFORD, A. E., et al. *Vascular Plants Systematics*, Harper & Row, Publishers, Inc., New York, 1974.*

Un libro de consulta muy útil que incluye glosarios, técnicas, bibliografías, índices y comentarios útiles sobre los diversos aspectos de la sistemática vegetal: el estudio de las formas y la diversidad de los vegetales y los parentescos entre ellos.

STEWART, W. N. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, New York, 1983.

Un excelente tratado, bien ilustrado, sobre todos los grupos de plantas fósiles.

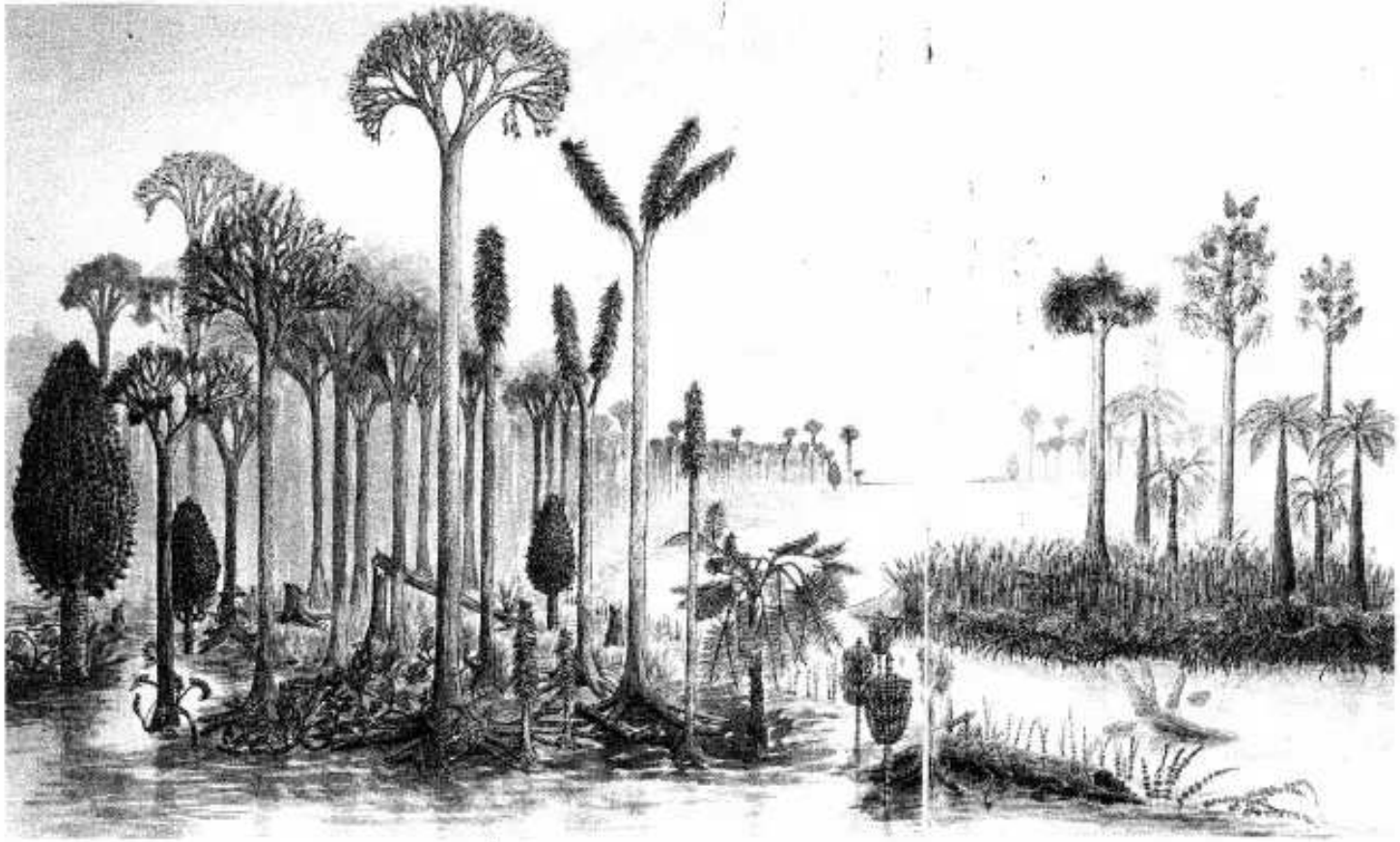
TAYLOR, T. N. *Paleobotany: An Introduction to Fossil Plants Biology*. MacGraw-Hill Book Company, New York, 1981.

Una revisión actualizada, fácil de leer, que aúna el conocimiento tradicional junto a lo apasionante de los nuevos descubrimientos en paleobotánica.

* Disponible en encuadernación rústica.

CAPÍTULO 18

Plantas con semilla



18-1
Reconstrucción de un bosque pantanoso del Carbonífero superior dominado por el árbol licopodiófito Lepidodendron, *que forma el estrato arbóreo desde la izquierda hasta el centro. Se han dibujado formas juveniles no ramificadas (con apariencia de cepillo limpia-tubos) y poco ramificadas, así como árboles adultos ramificados.* Sigillaria, *un licopodiófito adaptado a los lugares secos, se puede ver algo más a la derecha (árbol con penachos de largas hojas). Entre los árboles sin semilla también estaba* Calamites *(los equisetos gigantes; atrás a la izquierda y en primer plano, al centro) y* Psaronius *(helechos arborescentes con troncos abasados; atrás a la derecha). Entre estos ejemplares también prosperaron plantas con semilla como* Medullosa *(un helecho con semillas que tenía frondes bifurcadas, en el centro y atrás a la derecha) y* Cordaites, *ambas formas semejantes a los manglares (con raíces dentro del agua; a la derecha, a nivel del suelo) y formas arborescentes (árboles altos, a la derecha).*

La semilla ha sido una de las innovaciones más drásticas en la evolución de las plantas vasculares. La presencia de semillas parece que es uno de los factores determinantes de la dominancia de este tipo de plantas en la flora actual; una dominancia que progresivamente ha sido mayor a lo largo de los últimos millones de años (Figura 18-1). La razón es simple: semilla implica supervivencia.

Todas las plantas con semilla son heterospóricas. El megagametófito, que está muy reducido, queda alojado dentro de la megáspora. La megáspora, a su vez, está situada dentro del megasporangio, que es carnoso y recibe el nombre de *nucela*. El megasporangio de las plantas con semilla, contrariamente a lo que ocurre en las plantas heterospóricas sin semilla, está envuelto por una o dos capas adicionales de tejido que constituyen los *tegumentos*. Los tegumentos encierran completamente al megasporangio excepto por una apertura apical denominada *micrópilo*. Esta estructura completa –la nucela más su(s) tegumento(s)– se conoce con el nombre de *óvulo* (rudimento seminal) (Figura 18-2).

Después de la fecundación, el (los) tegumento(s) se transforman en una *cubierta seminal*, de manera que se forma una semilla. En otras palabras, el óvulo se transforma en semilla; por eso a veces la semilla recibe el nombre de óvulo maduro. La mayor parte de las plantas actuales con semilla desarrollan un embrión, o esporófito joven, dentro de la semilla antes de que ésta se disperse; en muchas plantas antiguas con semilla, como las que se muestran en las Figuras 18-2, 18-3 y 18-4), las semillas podían dispersarse antes de que el embrión se hubiese formado. Es posible que la formación del embrión antes de la dispersión confiera a la semilla más probabilidades de sobrevivir en ambientes fríos y rigurosos, en condiciones climáticas extremas que ciertamente se produjeron durante el Pérmico, cuando aparecieron las coníferas, las cicadales y Ginglo. Además de la megáspora o embrión y de la cubierta seminal, todas las semillas contienen un tejido nutriti-

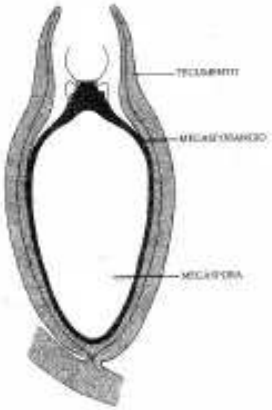
18-2
Sección longitudinal de un óvulo de Eurystoma angulare *mostrando la disposición del tegumento, el*

vo de reserva, que también incrementa las probabilidades de supervivencia de la planta joven.

Las semillas más antiguas que se conocen son del Devónico superior; tiene unos 360 millones de años

18-4
Estructuras que parecen semillas de algunas plantas del Paleozoico y que ilustran algunos estadios en la

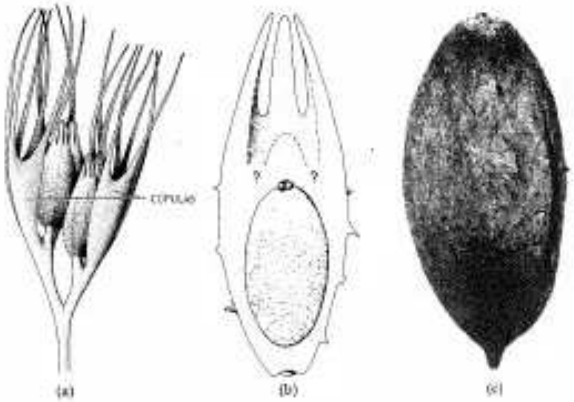
megasporangio (nucela) y la megáspora. La fecundación de los óvulos provoca su transformación en semillas; en otras palabras, las semillas son óvulos fecundados maduros.



(Figura 18-3). Durante los siguientes 50 millones de años se produjo una gran expansión de plantas portadoras de semillas, incluyendo a los helechos con semillas, a las cordaitales y a las coníferas (Figura 18-4). Las primeras plantas vasculares, incluidas las tres divisiones extinguidas que se han descrito en el Capítulo 17, tuvieron una distribución muy amplia en comparación a la de sus descendientes portadores de semillas. Esto se debe a que las semillas tienen un radio de dispersión más pequeño que las esporas. Con la llegada de las plantas portadoras de semillas, las floras –conjuntos de plantas– de las diferentes regiones de la Tierra cada vez divergieron más.

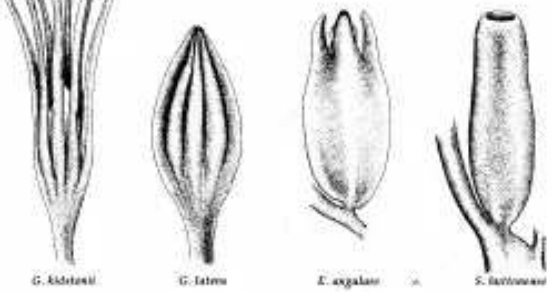
Las plantas con semilla, que tiene todas megafilos, se agrupan en cinco divisiones con representantes actuales: Cycadophyta, Gingkophyta, Coniferophyta, Gnetophyta y Anthophyta. Antes de empezar con las plantas con semilla haremos un breve examen de otro grupo más de plantas vasculares sin semilla –el grupo enteramente fósil de las progimnospermas. Se tratan ahora, y no en el Capítulo 17, porque probablemente son los progenitores de las gimnospermas.

Las angiospermas, que sin duda son las plantas vasculares de más éxito en la actualidad, según el registro fósil no aparecieron con certeza hasta hace unos 127 millones de años, en el Cretácico inferior. En el Capítulo 29 se considerará su evolución en relación a la de las gimnospermas. Aunque en realidad las angiospermas pueden ser más antiguas de lo que nos indica el registro fósil, son relativamente recientes en el cuadro inacabado de la evolución vegetal.



18-3
(a) Reconstrucción de una rama fértil de la planta del Devónico superior Archaeosperma arnoldii mostrando unas estructuras que parecen semillas. Las cúpulas –estructuras en forma de taza que envuelven parcialmente al megasporangio– se disponen por parejas; cada cúpula contiene dos semillas en forma de botella de unos 4 milímetros de longitud. El ápice de cada semilla estaba dividido en lóbulos. (b) Diagrama de la posición de la megáspora dentro de la semilla. (c) Una megáspora liberada de una semilla mediante maceración. Este fósil de Pensilvania es la semilla más antigua que se conoce; tiene unos 360 millones de años.

Genomosperma kidstonii (de las palabras griegas genomein que significa "convertirse" y sperma que significa "semilla") la nucela está rodeada por 8 a 11 proyecciones digitadas, que parten de la base del megasporangio y están separadas en toda su longitud. En este género no hay presencia de tegumentos. En Genomosperma latens los lóbulos tegumentarios están fusionados desde la base del megasporangio hasta por lo menos un tercio de su longitud, formando una cubierta seminal simple. En Eurystoma angulare la fusión es casi completa, mientras que en Stamhostoma huttonense es completa.



PROGIMNOSPERMAS

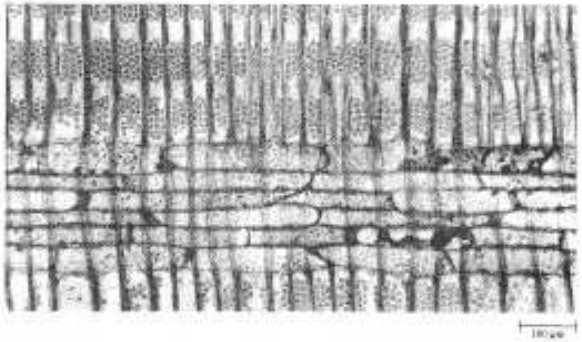
Al final de la Era Paleozoica existió un grupo de plantas denominadas progimnospermas, que tenían características intermedias entre las de los trimerófitos y las de las gimnospermas. Aunque las progimnospermas se reproducían mediante la dispersión de esporas libres, tenían un xilema secundario muy similar al de las gimnospermas (Figura 18-5): las progimnospermas fueron las únicas plantas leñosas del Devónico que también tenían floema secundario. Las progimnospermas y los helechos del Paleozoico pueden haber derivado de trimerófitos más antiguos (ver Figura 17-8c, página 307), de los que principalmente se diferencian porque tienen un sistema de ramificación más elaborado y el correspondiente sistema vascular más complejo. Otra posibilidad es que los helechos hayan derivado de las progimnospermas. Puesto que parece claro que los trimerófitos originaron las progimnospermas y que los helechos evolucionaron de uno de estos dos grupos, el problema real es saber el momento exacto en que se originaron los helechos.

Respecto a los trimerófitos, el avance evolutivo más importante de las progimnospermas es la presencia de un cámbium vascular bifacial –esto es, que produce tanto xilema secundario como floema secundario. El cámbium vascular de este tipo es característico de las plantas con semilla, pero aparentemente apareció por primera vez en las progimnospermas.

Las progimnospermas del tipo *Aneurophyton*, que vivieron en el Devónico, aproximadamente hace unos 360 a 380 millones de años, tenían ramificación tridimensional (Figura 18-6) y prostostelas. Su organización era similar a la de algunos de los primeros helechos con semilla. Después de su descubrimiento algunos paleobotánicos sugirieron que los sistemas de ramificación de las progimnospermas del tipo *Aneurophyton* podían haber sido los precursores de las hojas de los primeros helechos con semilla.

El segundo gran grupo de progimnospermas, el del

18-5
Visión radial del xilema secundario, o madera, de la progimnosperma Callixylon newberryi. *Esta madera fósil, con sus series regulares de traqueidas punteadas, es muy similar a la de ciertas gimnospermas.*



18-6
Reconstrucción de una parte del tronco ramificado de Triloboxylon ashlandicum, *una progimnosperma del tipo Aneurophyton. El eje principal*

18-7
Reconstrucción de la progimnosperma Archaeopteris, que es común en el registro fósil del Este de Norteamérica. Las

18-8
Reconstrucción del sistema de ramificación lateral de la progimnosperma Archaeopteris macilenta que recuerda a una fronda

casos sólo sobrevive un embrión, de manera que las semillas desarrolladas no contienen más de un embrión.

Las plantas vasculares sin semilla necesitan agua

tipo Archaeopteris. El eje principal lleva ramas vegetativas en las partes superior e inferior y órganos fértiles con esporangios entre ellas.

Los especímenes de Archaeopteris alcanzaban alturas de 20 metros o más, y parece que algunos llegaban a formar bosques.

tipo *Archaeopteris*, también apareció en el Devónico, hace unos 370 millones de años, y se extendió a lo largo del Misisipiense inferior, hace unos 340 millones de años (ver Figura 18-7). Este grupo se considera avanzado porque su sistema de ramificación lateral se disponía en un solo plano y llevaba estructuras laminares que se consideran hojas (Figura 18-8). Estos sistemas de ramificación frondosos recuerdan a los de las primeras coníferas. Las ramas más grandes de las progimnospermas del tipo *Archaeopteris* tenían medula. Aunque la mayoría de las progimnospermas eran homosporicas, algunas especies de *Archaeopteris* eran heterosporicas.

Algunos troncos fósiles de *Archaeopteris* miden un metro o más de diámetro y 10 metros de longitud, lo que indica que al menos algunas especies de este grupo eran árboles grandes. La forma en que se presentan los fósiles de este grupo sugiere que *Archaeopteris* fue la especie dominante en los grandes bosques de algunas regiones. Como sugiere la reconstrucción de la Figura 18-7, los individuos de *Archaeopteris* podían haberse parecido a coníferas en lo que se refiere al patrón de ramificación, pero esto no tiene por qué haber sido necesariamente así.

Las evidencias morfológicas que se han ido acumulando durante las últimas décadas sostienen que las gimnospermas descienden de las progimnospermas a partir de la evolución de la semilla. Sin embargo, no está claro si la semilla derivó una sola vez en esta línea evolutiva o si lo hizo en más de una, ni tampoco de qué grupo o grupos de progimnospermas derivan las gimnospermas.

Se puede ver las hojas fértiles portadoras de esporangios maduros en las ramas primarias centrales.

GIMNOSPERMAS

Las gimnospermas se agrupan en cuatro divisiones con representantes actuales: Cycadophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta (coníferas) y Gnetophyta. El nombre *gimnospermas*, que literalmente significa "semilla desnuda", indica una de las características principales de todas las plantas con semilla excepto las angiospermas: óvulos y semillas están expuestos sobre la superficie de los esporofilos o de estructuras análogas. Probablemente las cuatro divisiones de gimnospermas representan la llegada de varios descendientes de las progimnospermas a una fase particular de la progresión evolutiva.

Con pocas excepciones, el gametófito femenino de las gimnospermas produce más de un arquegonio. Por lo tanto, puede fecundarse más de una ovocélula, y dentro de un solo óvulo o rudimento seminal pueden empezar a desarrollarse varios embriones, fenómeno que recibe el nombre de *poliembrionía*. En muchos para que los gametos masculinos flagelados y móviles puedan llegar hasta la ovocélula y fecundarla. Las gimnospermas no necesitan agua para transportar el gameto masculino hasta la ovocélula. En vez de esto, el *grano de polen*, o gametófito masculino parcialmente desarrollado, viaja entero (normalmente de forma pasiva, con el viento) hasta las proximidades del gametófito femenino que está contenido en un óvulo. Este proceso recibe el nombre de *polinización*. Después de la polinización, el gametófito masculino produce un tubo emergente, el *tubo polínico*. En las coníferas y en las gnetófitas los gametos masculinos son inmóviles; los tubos polínicos los transfieren directamente al arquegonio. En las cicadófitas y en *Ginkgo* los gametos masculinos son pluriflagelados y parece ser que los tubos polínicos funcionan como haustorios (análogos a los haustorios de los hongos parásitos) penetrando en el óvulo y absorbiendo nutrientes directamente de él. El tubo polínico puede crecer durante algunos meses dentro del tejido de la nucela, o megasporangio, hasta que alcanza una cavidad que hay en la parte superior del gametófito femenino. Entonces el tubo polínico se rompe y libera los dos gametos masculinos en esta cavidad. Luego los gametos masculinos se deslizan o nadan hasta el arquegonio, y uno de ellos fecunda a la ovocélula. Con el desarrollo de los tubos polínicos las plantas vasculares dejaron de depender del agua para asegurar la fecundación.

Las coníferas

El grupo Coniferophyta es con mucho el grupo de gimnospermas actuales más numerosos y que tiene una distribución más amplia; consta de unos 50 géneros con 550 especies aproximadamente. Pertenece a este grupo la planta vascular más alta: la secuoya (*Sequoia sempervirens*), que vive en la costa de California y en el Sudoeste de Oregón (ver Figura 31-1, página 653). Las secuoyas alcanzan alturas de más de 117 metros y el diámetro del tronco puede pasar de 11 metros. Las coníferas, que también comprenden a los pinos, píceas y abetos, son de gran valor comercial, y sus bosques constituyen la riqueza de vastas regiones de la zona templada septentrional. Durante el Terciario inferior, algunos géneros estuvieron más extendidos de lo que están en la actualidad, y dominaron enormes extensiones en todos los continentes del Hemisferio Norte.

La historia de las coníferas se remonta hasta el Carbonífero superior, hace unos 290 millones de años; las cordaitales de este período (ver el ensayo de las páginas 324 y 325) eran coníferas primitivas. Las hojas de las coníferas actuales tienen muchas características de resistencia a la sequía que pueden estar relacionadas con la diversificación de esta división durante el Pérmico (hace 286 a 248 millones de años), que fue un período de clima relativamente seco y frío. En este período la aridez creciente en todo el mundo debió favorecer las adaptaciones estructurales como las de las hojas de las coníferas.

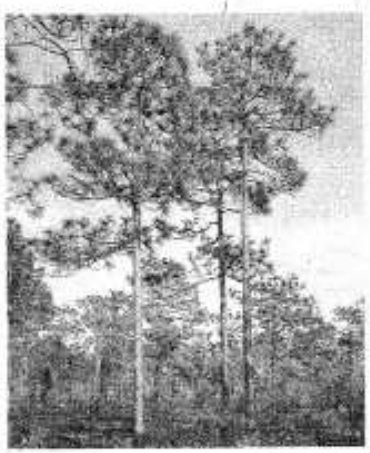
Los pinos

Los pinos (género *Pinus*) son seguramente las gimnospermas más familiares (Figura 18-9); dominan grandes extensiones en Norteamérica y Eurasia e incluso se

18-9
Pino americano de hojas largas, Pinus palustris, fotografiado en Carolina del Norte.

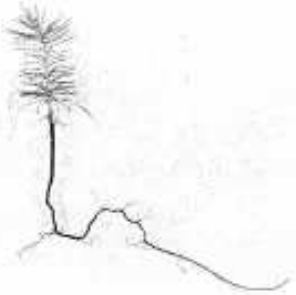
encuentran en el Hemisferio Sur como especies cultivadas. Existen unas 90 especies de pinos caracterizadas por la disposición de las hojas, que es única entre las coníferas actuales. Las hojas de los pinos son como agujas (aciculares). En las plántulas están implantadas de forma independiente, dispuestas en espiral sobre el tallo (Figura 18-10). Después de uno o dos años de crecimiento el pino empieza a producir sus hojas en haces, a fascículos, que contienen cada uno un número característico de hojas alargadas y aciculares (de una a ocho, según la especie de pino). Dichos fascículos, que en su base presentan una envoltura de pequeñas hojas escuamiformes, son en realidad brotes cortos en los que se ha suspendido la actividad del meristema apical (Figura 18-11). Así, un fascículo de agujas de pino morfológicamente es una rama de crecimiento *limitado* (de crecimiento restringido). En circunstancias especiales el meristema apical del fascículo de aciculas puede reactivarse y crecer, dando lugar a un nuevo brote con crecimiento *ilimitado*, e incluso puede echar raíces, crecer, y dar un pino completo (Figura 18-12).

Las hojas de los pinos, al igual que las de muchas otras coníferas, son capaces de crecer en condiciones extraordinariamente áridas (Figuras 18-13). La epidermis está recubierta por una cutícula gruesa, y debajo de ella hay una o más capas compactas de células de pared gruesa: la hipodermis. Los estomas están hundidos debajo de la superficie de la hoja. El mesofilo, o tejido fundamental de la hoja, consta de células parenquimáticas cuyas paredes presentan rebordes conspicuos que se proyectan en las células como las piezas de un rompecabezas. Normalmente el mesofilo está atravesado por dos o más conductos resiníferos. En el centro de la hoja hay un solo haz vascular o bien dos haces contiguos. Los vasos están rodeados por tejido de transfusión, compuesto por pequeñas células parenquimáticas vivas y por traqueidas muertas. La función del tejido de transfusión es la conducción de sustancias entre el mesofilo y los haces vasculares. El tejido de transfusión está rodeado por la endodermis, de manera



18-10
(a) *Plántula de* Pinus palustris *en Georgia, mostrando las hojas jóvenes (acículas largas, dispuestas individualmente) y las primeras hojas adultas situadas en fascículos.* (b) *Plántula del pino piñonero americano,* Pinus edulis, *mostrando las acículas jóvenes y la raíz principal incipiente. Las hojas adultas de esta especie se agrupan en fascículos de dos acículas cada uno.*

(a)



(b)

que no hay contacto directo entre el tejido de transfusión y el mesofilo.

La mayoría de las especies de pino retienen las acículas durante dos, tres, o cuatro años; el balance fotosintético de una planta determinada depende de la salud

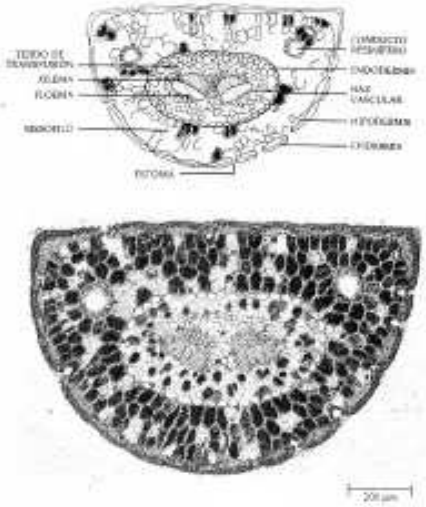
Reproducción en pinos. En pinos y en muchas otras coníferas los microsporangios y los megasporangios están situados sobre el mismo árbol en conos separados. Normalmente los conos microsporangiales se sitúan en las ramas bajas del árbol y los conos megaspo-

(a)

(b)

18-11
(a) Pinus longaeva, *en el Cañón Bryce, Utah. La rama lleva grupos de cinco acículas adultas y un cono seminífero maduro. En esta especie cada acícula puede ser funcional durante más de 45 años; Pinus longaeva es también el árbol de vida más larga; ver también la Figura 23-27a, página 464.* (b) *Rama del pino rojo americano,* Pinus resinosa, *con conos seminíferos jóvenes. Nótense los fascículos de hojas aciculares características de la planta adulta.*

18-12
Pinos de Monterrey (Pinus radiata) *de un año de edad, cultivados a partir de fascículos de acículas enraizadas. Este experimento muestra que un fascículo de acículas es realmente un brote corto con la actividad del meristema apical suspendida, pero con capacidad para reactivarse.*



18-13
Pinus. *Sección transversal de una acícula, mostrando los tejidos maduros.*

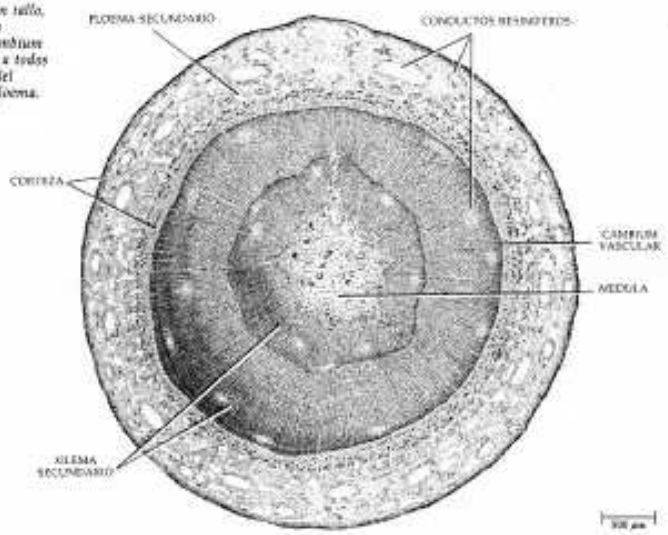
de varias generaciones de acículas. *Pinus longaeva*, el árbol más longevo (ver Figura 18-11a y 23-27a), retiene sus acículas durante más de 45 años y durante todo este tiempo son fotosintéticamente activas. Como los pinos y todas las plantas de hoja perenne dependen del funcionamiento de sus hojas durante más de una estación, están mucho más expuestos a los peligros de la sequía, la congelación, o la polución atmosférica que las plantas de hoja caduca, y sufren daños más a menudo.

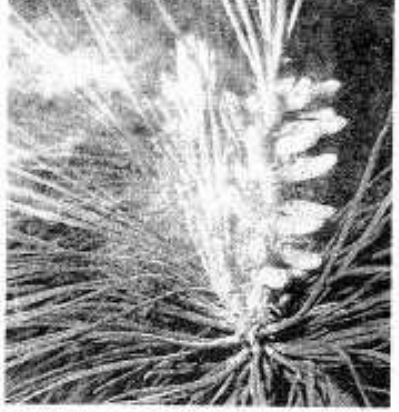
En los tallos de los pinos y de otras coníferas el crecimiento secundario empieza pronto y conduce a la formación de grandes cantidades de xilema secundario (Figura 18-14). Hacia el interior del cámbium vascular se produce xilema secundario y hacia el exterior floema secundario. En las coníferas el xilema consta principalmente de traqueidas y el floema de células cribosas, que son las células conductoras de nutrientes típicas tanto en gimnospermas como en todas las plantas vasculares sin semilla (ver página 390). Ambos tipos de tejido están atravesados por unos radios estrechos. Al principio del crecimiento secundario la epidermis es reemplazada por una peridermis que se origina en la capa externa de las células corticales. A medida que el crecimiento secundario continúa, las sucesivas peridermis se forman mediante la división activa de las células de capas más profundas de la corteza.

Los conos microsporangiales de los pinos son relativamente pequeños, normalmente de 1 o 2 centímetros de longitud (Figura 18-15). Los microsporofilos son más o menos membranosos y se disponen en espiral (Figura 18-16); cada uno lleva dos microsporangios. Un microsporangio joven contiene muchos microsporocitos, o células madre de las micrósporas; al principio de la primavera los microsporocitos sufren meiosis, de manera que cada uno da lugar a cuatro micrósporas haploides. Cada micróspora se transforma en un grano de polen alado, que consiste en dos *células protálicas*, una *célula generativa*, y una *célula del tubo polínico* (Figura 18-17). Este grano de polen de cuatro células es el gametófito masculino inmaduro. En este estadio se liberan grandes cantidades de granos de polen; algunos llegan a los conos seminíferos transportados por el viento.

Los conos seminíferos de los pinos son mucho más grandes y mucho más complejos que los conos portadores de polen (Figura 18-18). Las escamas seminíferas

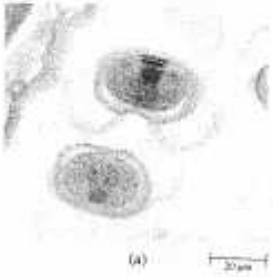
18-14
Pinus. Sección transversal de un tallo, mostrando el xilema y el floema secundarios separados por el cámbium vascular. La corteza comprende a todos los tejidos que están por fuera del cámbium vascular, incluido el floema.





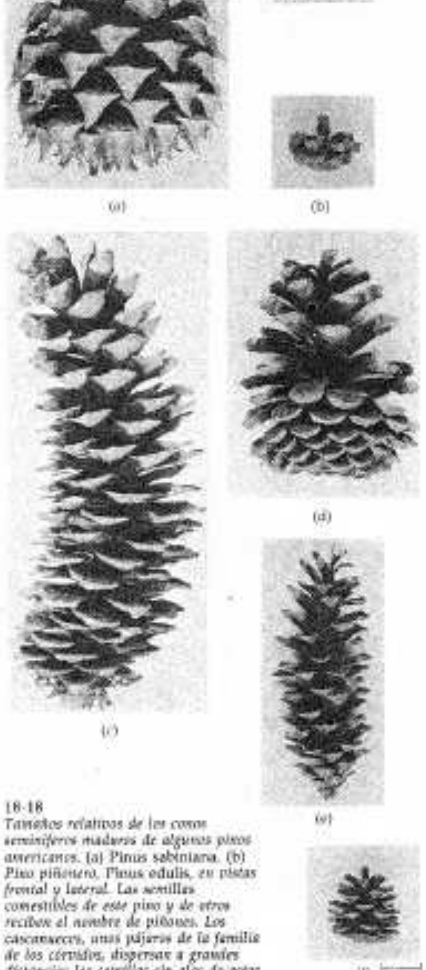
18-15
Pino de Monterrey, Pinus radiata. Conos microsporangiales liberando polen, que es transportado por el viento. Algunos de estos granos de polen alcanzan las proximidades de los óvulos en los conos seminíferos y luego germinan, produciendo tubos polínicos y, finalmente, fecundan la oocélula.

18-16
Pinus. Visión longitudinal de un cono productor de polen, mostrando los microsporofilos y los microsporangios que contienen granos de polen maduros.



18-17
Pinus. (a) Granos de polen que en su interior contienen gametófitos masculinos inmaduros. Cada gametófito está formado por dos células protálicas, una célula generativa relativamente pequeña, y una célula del tubo polínico relativamente grande. (b) Granos de polen un poco más maduros que los de la fotografía (a). Aquí las células protálicas, que aparentemente no tienen ninguna función, ya han degenerado. (c) Fotografía electrónica de barrido de un grano de polen de pino, con sus dos alas con forma de vejiga. Cuando el grano de polen germina el tubo polínico emerge de la parte inferior del grano, por entre las alas.

(escamas del cono) portadoras de óvulos no son megasporofilos, sino que son sistemas de ramas de crecimiento limitado completamente modificadas. El conjunto recibe el nombre de *complejos de escamas seminíferas*. Cada complejo de escama seminífera está forma-



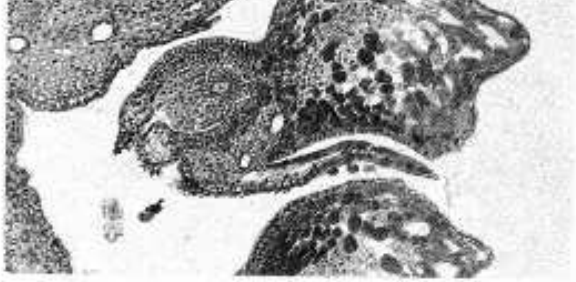
18-18
Tamaños relativos de los conos seminíferos maduros de algunos pinos americanos. (a) Pinus sabiniana. (b) *Pino piñonero,* Pinus edulis, *en vistas frontal y lateral. Las semillas comestibles de este pino y de otros reciben el nombre de piñones. Los cascanueces, unos pájaros de la familia de los córvidos, dispersan a grandes distancias las semillas sin alas de estos pinos.* (c) *Pino de Lambert,* Pinus lambertiana. (d) *Pino amarillo,* Pinus ponderosa. (e) *Pino de Weymouth,* Pinus strobus. (f) *Pino rojo,* Pinus resinosa.

do por la escama seminífera –portadora de dos óvulos en la parte superior– y por una bráctea estéril situada en su axila (Figura 18-19). Las escamas están dispuestas en espiral alrededor del eje del cono. (Por lo tanto, la estructura de los conos seminíferos es compuesta, mientras que la de los conos microsporangiales, donde los microsporangios están unidos directamente a los microsporofilos, es sencilla). Cada óvulo contiene una nucela multicelular (el megasporangio) rodeada de un tegumento de gran tamaño que presenta una apertura, el micrópilo, enfrentada al eje del cono. Cada megasporangio contiene un solo megasporocito, o célula madre de las megásporas, que finalmente sufre meiosis y acaba conteniendo una serie alineada de cuatro megásporas. Sin embargo, sólo una de estas megásporas es funcional; las tres que quedan cerca del micrópilo degeneran.

En los pinos la polinización se da al principio de la primavera: el polen se adhiere a una gota de líquido pegajoso que hay encima del micrópilo. En esta etapa las escamas del cono seminífero están muy separadas. A medida que el líquido micropilar se evapora el grano de polen se desliza dentro del micrópilo y toma contacto con la nucela. Después de la polinización, las escamas se juntan y colaboran en la protección de los óvulos en desarrollo. Poco después de que el polen hace contacto con la nucela, éste germina y forma un tubo polínico. En esta etapa el megasporangio todavía no sufre meiosis. Aproximadamente un mes después de la polinización se forman las cuatro megásporas; sólo una se transformará en megagametófito. El desarrollo del megagametófito es lento; a menudo no empieza hasta unos 6 meses después de la polinización, y pueden pasar otros 6 meses hasta que sea completo. En las primeras fases del desarrollo del megagametófito se producen mitosis sin formación inmediata de paredes celulares. Unos 13 meses después de la polinización se empiezan a formar paredes celulares alrededor de unos 2000 núcleos libres. Entonces, aproximadamente 15 meses después de la polinización, en el ápice micropilar del megagametófito se diferencian dos o tres arquegonios. Se ha llegado al estado adecuado para la fecundación.

Unos 12 meses antes, el grano de polen había germinado, produciendo un tubo polínico que lentamente se iba abriendo camino por los tejidos de la nucela hacia el megagametófito en desarrollo. Aproximadamente un año después de la polinización, la célula generativa del gametófito masculino sufre una división, dando lugar a dos tipos de células –una célula *estéril* y una *célula espermatógena*. Después antes de que el tubo polínico alcance el gametófito femenino, la célula espermatógena se divide produciendo dos gametos masculinos. El gametófito masculino, o grano de polen en germinación, ha llegado a la madurez. Las plantas con semilla no forman anteridios.

Unos 15 meses después de la polinización, el tubo polínico alcanza la ovocélula del arquegonio, donde



18-19
Pinus. (a) *Vista longitudinal de un cono joven femenino, o estróbilo, mostrando su complejo estructura.* (b) *Detalle de una parte del estróbilo. Nótese el megasporocito (célula madre de la megáspora) rodeado por la nucela.*

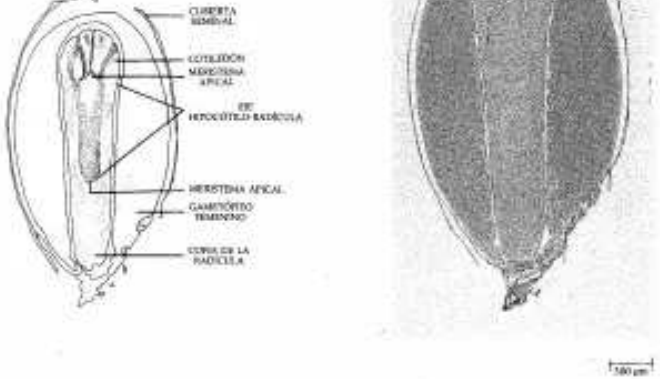
descarga gran parte de su citoplasma y los dos gametos masculinos dentro del citoplasma de la ovocélula (Figura 18-20). El núcleo de un gameto masculino se une al núcleo de la ovocélula, y el otro degenera. Normalmente se fecundan las ovocélulas de todos los arquegonios y empiezan a transformarse en embriones (fenómeno de poliembrionía). Sin embargo, normalmente sólo se desarrolla completamente uno de los embriones.

Al principio de la embriogenia se forman cuatro hileras de células cerca del extremo inferior del arquegonio. Cada una de las cuatro células de la hilera superior (esto es, la hilera que está más apartada del extremo micropilar del óvulo) empieza a formar un embrión. Simultáneamente, las cuatro células de la hilera que se encuentra por debajo de los embriones y que son las células del suspensor se alargan mucho y empujan a los cuatro embriones en desarrollo hacia el gametófito femenino. Por lo tanto, en el ciclo vital de los pinos hay un segundo tipo de poliembrionía. Otra vez, sin embargo, sólo uno de los embriones se desarrolla completamente. Durante la embriogenia el tegumento se transforma en cubierta seminal.

La semilla de las coníferas tiene una estructura particular que consiste en una combinación de dos generaciones esporofíticas –la cubierta seminal (y restos de la nucela) y el embrión– y de una generación gametofítica. El gametófito proporciona reservas y actúa como tejido nutritivo o alimenticio (Figura 18-21). La cubierta seminal y el embrión son diploides, mientras que el

18-20
Pinus. *Fecundación: unión del núcleo de un gameto masculino con el núcleo de la ovocélula. El núcleo del segundo gameto masculino (parte inferior) no es funcional; finalmente se desintegrará.*

18-21
Pinus. *Sección longitudinal de una semilla.*



(a)

(b)

18-22
Dos géneros de la familia de los pinos (Pinaceae). (a) Conos seminíferos de un abeto americano (Abies balsamea). Los conos erectos, que tienen de 5 a 10 centímetros de longitud, no caen enteros al suelo, como ocurre en los pinos; caen y se dispersan por partes, esparciendo las semillas aladas. (b) Alerce europeo (Larix decidua). Las hojas del alerce son aciculares, como las de los pinos; se sitúan individualmente sobre los brotes cortos de las ramas y se disponen en espiral. Al contrario que la mayoría de coníferas, los alerces son de hoja caduca; esto es, sus hojas caen al final de la estación de crecimiento.

gametófito femenino es haploide. El embrión consiste en un eje radícula-hipocótilo, con la cofia de la raíz y el meristema apical en un polo y algunos cotiledones u hojas seminales (generalmente ocho) en el polo opuesto. El tegumento tiene tres capas; la capa central se endurece y actúa de cubierta seminal.

Normalmente las semillas de los pinos caen de los conos en otoño, dos años después de la aparición inicial de los conos y de la polinización. En la madurez las escamas del cono se separan; las semillas aladas de la mayoría de las especies vagan por el aire y algunas veces, transportadas por el viento, viajan a distancia considerables. En algunas especies de pinos, como en *Pinus banksiana*, las escamas no se separan si los conos no están sometidos a altas temperaturas. Cuando pasa rápidamente un incendio forestal y los árboles se queman, gran parte de los conos resistentes al fuego sólo se chamuscan. Estos conos se abren y dejan caer las semillas que han ido acumulando durante muchos años, restableciendo así la especie sobre el suelo recién quemado. Las semillas grandes y sin alas de otras especies de pinos, como *Pinus flexilis*, *Pinus albicaulis*, y los pinos piñoneros del Oeste de Norteamérica, así como unas pocas especies similares de Eurasia, son recogidas, transportadas y almacenadas por un tipo de córvido llamado cascanueces para su posterior consumo.

En la Figura 18-25 se resume el ciclo vital de un pino.

Otras coníferas

Las coníferas actuales forman un grupo claramente homogéneo, aunque algunas (ver las Figuras 18-22 y 18-29) carecen de acículas agrupadas como las de los pinos y también pueden diferir en algunos detalles de poca importancia del sistema reproductivo. Entre los representantes importantes están los abetos (*Abies*; Figura 18-22a), las píceas (*Picea*), las tsugas (*Tsuga*), los abetos de Douglas (*Pseudotsuga*), los cipreses (*Cupressus*; Figura 18-23) y las sabinas y los enebros (*Juniperus*; Figura 18-24). En los tejos (familia Taxaceae) los óvulos no están situados en conos, sino que son solitarios y están rodeados por una estructura carnosa en forma de cúpula: el *arilo* (Figura 18-26a). Algunos géneros únicos de coníferas se encuentran principalmente en el Hemisferio Sur. Algunos de ellos, como el pino de la Isla Norfolk (*Araucaria heterophylla*) y *A. araucana*, se cultivan en áreas de clima suficientemente suave; otros atraviesan el ecuador de forma natural.

Uno de los grupos más interesantes de coníferas es el de la familia Taxodiaceae, que aparece en el registro fósil de hace unos 150 millones de años y que actualmente está representado por especies con un área de distribución muy dispersa, determinada por restos de poblaciones que alcanzaban extensiones mucho mayores durante la Era Terciaria. Una de estas especies es la secuoya, *Sequoia sempervirens*, la planta viviente más alta (ver Figura 31-1). El famoso "árbol gigante" *Sequoiadendron giganteum*, que forma espectaculares bosques dispersos al Oeste del antiplano de Sierra Nevada, en California, también pertenece a esta familia, al igual

18-23
Ciprés de Gowen (Cupressus goveniana). Los pequeños árboles de esta especie, que sólo alcanzan unos 6 metros de altura en la madurez, están extremadamente localizados, sólo se encuentran cerca de Monterrey, California.

18-24
El enebro común (Juniperus communis) tiene unos conos seminíferos esféricos como los de los cipreses, pero las escamas son carnosas y están soldadas. Los gálbulos de enebro dan a la ginebra su sabor y aroma característicos.

Los óvulos y los microsporangios de *Ginkgo* están sobre individuos diferentes, al igual que en las cicadófitas. Los óvulos de *Ginkgo* se sitúan por pares en el extremo de unos cortos pedúnculos y en el otoño aca-

muy similares, y la carencia de arquegonio en *Gnetum* y *Welwitschia*. Los científicos han discutido durante décadas si las angiospermas están directamente relacionadas con los gnetófitos. De momento las evidencias

18-30
Plantas con óvulos y plantas con microsporangios de Zamia pumila, *la única especie de cicadófitas natural en los Estados Unidos. Los tallos son parcial o totalmente subterráneos y, junto con las raíces, eran consumidos por los indios seminolas. Los dos grandes conos grises en primer término son conos seminíferos; los conos pequeños de color marrón son conos microsporangiales.*

por las bases de las hojas caídas. De forma característica las hojas funcionales están agrupadas en la parte superior del tallo; por eso las cicadófitas parecen palmeras (incluso el nombre común de algunas cicadófitas es "palmera sagú"). Pero al contrario de las palmeras, las cicadófitas tienen crecimiento secundario verdadero, aunque lento; las zonas centrales de los troncos están formadas por una gran masa de médula. Las unidades reproductoras de las cicadófitas son hojas más o menos reducidas portadoras de esporangios agrupados densa o laxamente en estructuras con apariencia de conos situadas en el ápice de la planta. Los conos seminíferos y portadores de polen de las cicadáceas se sitúan en plantas distintas (Figura 18-31).

Ginkgo

Ginkgo biloba se reconoce fácilmente por sus hojas con forma de abanico y por el sistema dicótomo de venación (bifurcado) (Figura 18-32). Este árbol tiene un porte regio y atractivo y puede alcanzar alturas de 30 metros o más aunque es de crecimiento lento. Las hojas de *Ginkgo* que están sobre los numerosos brotes cortos son más o menos enteras, mientras que aquellas que están sobre brotes largos y sobre las plántulas son profundamente lobuladas. *Ginkgo* es de hoja caduca, al contrario que la mayoría de gimnospermas; en el otoño, antes de caer, sus hojas adquieren un bonito color dorado.

(a)

(b)

18-31
(a) Encephalartos altensteinii, *una cicadófita natural de Sudáfrica. En la fotografía se puede ver una planta masculina con conos microsporangiales.* (b) *Una planta con óvulos de* Cycas siamensis. *Se ha manipulado el extremo de un cono seminífero para mostrar las semillas en la cara superior de los megasporofilos.*

Ginkgo biloba es el único superviviente de un género que ha cambiado muy poco durante más de 80 millones de años y es el único miembro actual de la división Ginkgophyta. Esta especie actual comparte características con algunas gimnospermas que se extinguieron en el Pérmico inferior, hace unos 280 millones de años. Probablemente no queda ningún bosque de *Ginkgo* natural en todo el mundo, pero en los jardines de los templos de China y Japón siempre se cultivó. A partir de estos templos su cultivo se extendió, y desde hace 150 años es un árbol característico de los jardines de las zonas templadas de todo el mundo. *Ginkgo* es especialmente resistente a la polución atmosférica y por eso a menudo se planta en los parques urbanos.

ban produciendo semillas con una cubierta carnosa. En *Ginkgo* la fecundación dentro de los óvulos puede ocurrir cuando éstos ya han caído de la planta madre. El embrión se forma durante las fases posteriores de maduración de la semilla, que ocurren en el suelo. Como resultado de la presencia de ácido butírico en las cubiertas carnosas, las semillas de *Ginkgo* despiden olor a rancio y por eso en parques y jardines sólo se acostumbra a plantar árboles masculinos. El árbol se propaga vegetativamente, por lo que se pueden obtener fácilmente individuos masculinos por esta vía. Los microsporofilos se agrupan en estructuras con apariencia de cono; cada microsporofilo lleva dos microsporangios.

Gnetophyta

El grupo de los gnetófitos comprende tres géneros actuales con unas 70 especies de gimnospermas muy infrecuentes: *Gnetum*, *Ephedra* y *Welwitschia*. Aunque dichos géneros están claramente relacionados y se incluyen apropiadamente en la misma división tienen muchas características diferentes. También tienen algunos rasgos que los acercan a las angiospermas, como la similitud entre sus estróbilos y algunas inflorescencias de angiospermas, la presencia de vasos xilemáticos parecen favorecer la existencia de esta relación de parentesco, aunque ninguno de los gnetófitos actuales debe haber sido el antepasado de las angiospermas, cada uno de los tres géneros actuales de gnetófitos tiene sus propias especializaciones.

Gnetum, un género con unas 30 especies, está formado por árboles y lianas que tienen unas hojas anchas coriáceas parecidas a las de las dicotiledóneas (Figura 18-33). Se encuentran en las zonas húmedas de los trópicos.

La mayoría de las 35 especies de *Ephedra* son arbustos muy ramificados que tienen unas hojas escuamosas muy pequeñas (Figura 18-34). Superficialmente *Ephedra* se parece a *Equisetum*, porque tiene estas hojas tan pequeñas y las ramas aparentemente articuladas. La mayoría de las especies de *Ephedra* son habitantes de las regiones áridas o desérticas del globo.

Probablemente *Welwitschia* es la planta vascular más extraña (Figura 18-35). Gran parte de la planta está enterrada en el suelo arenoso. La parte visible está constituida por un disco cóncavo leñoso que solamente produce dos hojas en forma de cinta y ramas portadoras de conos que crecen a partir del tejido meristemático de los márgenes del disco. *Welwitschia* vive en las zonas desérticas del Sudoeste de África, en Angola, Namibia y Sudáfrica.

(a)

(b)

18-32
(a) *Ginkgo biloba. En inglés este árbol recibe el mismo nombre vulgar que el helecho* Adiantum *por la semejanza entre las hojas del árbol y las pinnas del helecho.* (b) *Hojas y semillas carnosas de Ginkgo sobre un brote corto.*

(a)

(b)

(c)

18-33
Grandes hojas coriáceas del gnetófito tropical Gnetum *que se parecen a las de algunas dicotiledóneas. Las especies de* Gnetum *son formas arbustivas o lianas leñosas de los bosques tropicales o subtropicales. (a) Inflorescencia microsporangial funcional. (b) Inflorescencia microsporangial y hojas. (c) Hojas y semillas carnosas. Las fotografías (b) y (c) se hicieron en la cuenca amazónica del Sudeste de Venezuela.*

(a)

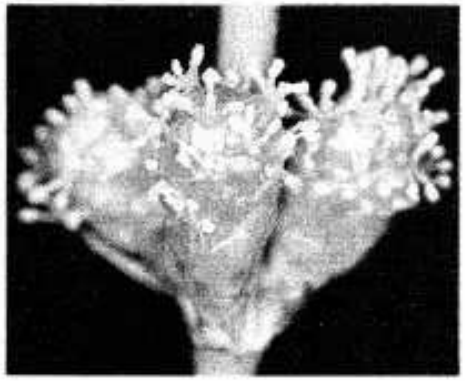
(b)

(c)

18-35
El *gnetófito* Welwitschia mirabilis, *hallado sólo en el desierto de Namibia y en regiones adyacentes del Sudoeste de África.* Welwitschia *sólo forma dos hojas que crecen continuamente mientras vive la planta. Debido a su crecimiento continuo, las hojas se rompen por los extremos y se agrietan en toda su longitud; por lo tanto las plantas viejas parecen tener numerosas hojas. (a) Una planta grande productora de semillas. (b) Estróbilo microsporangial. (c) Estróbilo seminífero; el insecto es un Hemíptero que está succionando la savia del estróbilo.* Welwitschia *es una especie dioica.*

(a)

(b)



(c)

18-34
De los tres géneros actuales de Gnetophyta, Ephedra *es el único que se encuentra en los Estados Unidos. (a) Arbusto masculino de* Ephedra viridis, *en California. Es un arbusto de ramaje muy denso y de hojas escamosas, como otros miembros de este género. (b) Estróbilo microsporangial de* E. viridis. *Nótense las hojas escamosas sobre el tallo. (c)* Ephedra trifurca, *de Arizona, con estróbilos microsporangiales. (d) Planta femenina de* E. viridis *con semillas.*

(d)

LAS ANGIOSPERMAS

Existen unas 235 000 especies de plantas con flores, división Anthophyta; sin duda es el grupo de vegetales que tiene más especies. Son muy diversas en lo que se refiere a las estructuras vegetativas. Su tamaño varía desde el de los *Eucalyptus*, árboles con troncos de más de 100 metros de altura y de casi 20 metros de perímetro (Figura 18-36), hasta el de algunas lentejas acuáticas (simples monocotiledóneas flotantes) que suelen tener apenas 1 milímetro de largo (Figura 18-37). Algunas angiospermas son lianas que trepan hasta lo alto del bosque pluvial tropical, mientras que otras son epífitas que crecen dentro del vuelo o estrato arbóreo del bosque. Muchas angiospermas, como los cactos, están adaptadas para crecer en regiones extremadamente áridas. Las plantas con flores han dominado la tierra durante más de 100 millones de años.

La división Anthophyta incluye dos clases: Monocotyledoneae (monocotiledóneas), con unas 65 000 especies (Figura 18-38) y Dicotyledoneae (dicotiledóneas), con unas 170.000 especies (Figura 18-39). Estos dos grupos tienen más semejanzas que diferencias; sin embargo las dos clases son unidades naturales claramente reconocibles. Las monocotiledóneas comprenden algunas plantas tan familiares como las gramíneas, las azucenas, las orquídeas, las eneas y las palmeras. Las dicotiledóneas comprenden a la mayoría de los árboles y arbustos familiares (diferentes de las coníferas) así como a muchas herbáceas. En la Tabla 18-1 se

Tabla 18-1 *Principales diferencias entre Monocotiledóneas y Dicotiledóneas*

CARACTERÍSTICA	DICOTILEDÓNEAS	MONOCOTILEDÓNEAS

Piezas florales	Múltiplos de cuatro o cinco (normalmente)	Múltiplos de tres (normalmente)
Polen	Básicamente tricolpados (con tres surcos o poros)	Básicamente monocolpados (con un surco o poro)
Cotiledones	Dos	Uno
Venación de la hoja	Normalmente reticular	Normalmente paralela
Haces vasculares primarios del tallo	En anillo	Disposición compleja
Crecimiento secundario verdadero, con cámbium vascular	Normalmente presente	Ausente

18-36
Eucalipto gigante (Eucalyptus jacksonii) *creciendo en el Valle de los Gigantes del Sudoeste de Australia. La enorme estatura del árbol se hace evidente si la comparamos con la del hombre que está en la base horadada.*

(a)

(b)

(c)

18-37
Las lentejas acuáticas (familia Lemnaceae) son las plantas con flor más pequeñas; sus características estructurales las acercan a la familia de los aráceas (Araceae), familia que incluye a los géneros Zantedeschia *y* Philodendron. *(a) Abeja posada sobre la densa masa flotante de tres especies de lentejas acuáticas. Las plantas más grandes son de la especie* Lemna gibba, *de unos 2 o 3 milímetros de longitud; las más pequeñas son dos especies del género* Wolffia, *que miden hasta 1 milímetro de longitud. (b) Una planta con flor de* Wolffia borealis, *con un estigma cóncavo circular (que aquí aparece como una fina rosquilla) y una antera diminuta justo por encima; ambos sobresalen de la cavidad central. La planta entera mide menos de 1 mm. (c) Planta con flor de* Lemna gibba; *se ven dos estambres y un estilo saliendo de una bolsa que hay en la parte superior de la planta.*

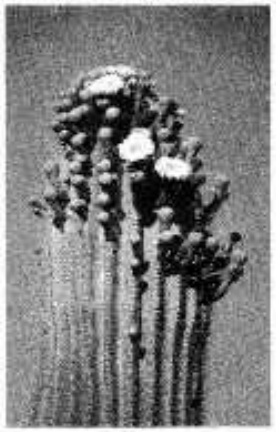
(a)

(b)

(c)

18-38
Monocotiledóneas. (a) Un miembro de la familia de las palmeras, la palmera cocotera (Cocos nucifera), *fotografiada en Tehuantepec, Oaxaca, México. El fruto de la palmera cocotera es una drupa, no es una nuez (ver Capítulo 28). (b) Flores y frutos del bananero* (Musa paradisiaca). *Las flores del bananero tienen el ovario ínfero y la caída de las partes florales deja una gran cicatriz en el extremo basal del fruto. (c) el arroz* (Oryza sativa) *es un miembro de la familia de las gramíneas.*

(a)



(b)

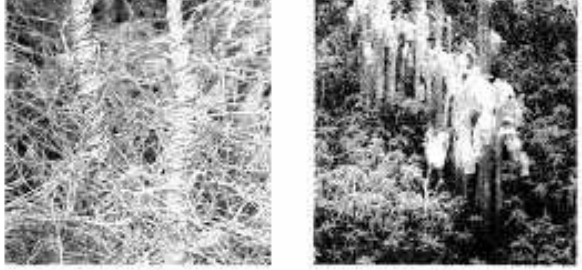
(c)

18-39
Dicotiledóneas. (a) Ninfeas (Nymphaea odorata). *Esta especie tiene unas flores muy olorosas que contienen numerosos pétalos y estambres; las flores son regulares, de simetría radial. El género* Nymphaea *está ampliamente distribuido por las regiones tropicales y templadas de todo el mundo. (b) Cacto de Saguaro* (Carnegiea gigantea). *El grupo de los cactos, con unas 2000 especies, es una familia casi exclusiva del Nuevo Mundo. Los tallos gruesos y carnosos que almacenan agua contienen cloroplastos; los tallos han adquirido la función fotosintética típica de las hojas. (c) Hepática de lóbulos redondeados* (Hepatica americana), *cuyas flores aparecen al principio de la primavera en los bosques de caducifolios. Las flores no tienen pétalos, pero poseen de seis a diez sépalos y muchos estambres y carpelos dispuestos en espiral.*

18-40
Angiospermas parásitas y saprófitas. Estas plantas no tienen clorofila o tienen muy poca; obtienen el alimento que resulta de la actividad fotosintética

todas las angiospermas actuales los estambres están formados por un fino pie, o *filamento*, sobre el que se forma una *antera* bilobulada que contiene cuatro microsporangios (o sacos polínicos).

separados o fusionados parcial o totalmente. A menudo el carpelo individual o el grupo de carpelos fusionados recibe el nombre de pistilo. La palabra pistilo deriva del latín "pistillum", que significa mazo de al-



(a) (b)

de otras plantas. (a) Cuscuta (Cuscuta salina), una planta parásita de color anaranjado o amarillo brillante. La cuscuta es un miembro de la familia Convolvulaceae. (b) Pipas de indio (Monotropa uniflora), un "saprófito" que obtiene el alimento de las raíces de otras plantas vía hifas fúngicas que están asociadas a sus raíces. (c) La flor más grande del mundo, Rafflesia arnoldii, fotografiada en el Monte Sago, Sumatra. Las plantas de este género son parásitas de las raíces de un miembro de la familia de la vid (Vitaceae). Todas estas plantas son dicotiledóneas.

(c)

resumen las principales diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

Casi todas las angiospermas son de vida libre, pero también hay formas parásitas y saprófitas (Figura 18-40). Estas plantas carecen parcial o totalmente de clorofila. Recientemente se ha demostrado que muchas, sino todas, las angiospermas "saprófitas" tienen relaciones obligadas con hongos micorrícicos que a su vez están asociados a una segunda planta verde fotosintéticamente activa. El hongo forma un puente que transfiere activamente hidratos de carbono de la planta fotosintética a la "saprófita" que carece de clorofila. Además de estos "saprófitos" existen unas 2800 especies de dicotiledóneas parásitas, como el muérdago y la cuscuta (Cuscuta), así como una gimnosperma parásita (*Parasitaxus*, de Nueva Caledonia). Las angiospermas parásitas forman órganos de absorción especializados llamados haustorios, mediante los cuales penetran en el huésped.

En la Sección 5 consideraremos con cierto detalle la estructura y el desarrollo del cuerpo del vegetal, esto es, el esporófito o planta con flor. El resto de este capítulo versará sobre la característica más distintiva de las angiospermas –la flor– y sobre el proceso de reproducción de las plantas con flor. En el Capítulo 29 discutiremos con más detalle la evolución de las plantas con flor.

La flor

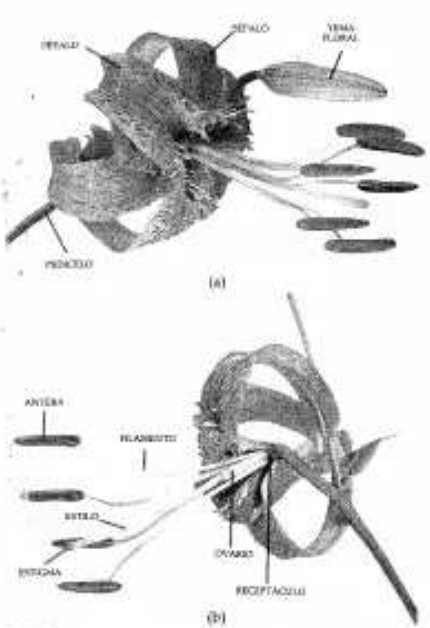
La flor es un brote de crecimiento limitado portador de esporofilos (Figura 18-41). El nombre "angiosperma" procede de las palabras griegas *angeion*, que significa "vasija", y *sperma*, que significa "semilla". Probablemente las estructuras más distintivas de la flor es el carpelo –la "vasija"–. El carpelo contiene los óvulos, que después de la fecundación se transforman en semillas.

Las flores pueden estar reunidas en varios tipos de agrupaciones llamadas *inflorescencias* (Figuras 18-42 y 18-43). El pie de una inflorescencia o de una flor solitaria recibe el nombre de *pedúnculo*. El pie de cada flor individual de una inflorescencia recibe el nombre de *pedicelo*. El *receptáculo* es la parte del pedúnculo a la que están unidas las piezas florales. Como cualquier otro brote, el receptáculo tiene nudos y entrenudos. En la flor los entrenudos son muy cortos y, consiguientemente, los nudos están muy próximos entre sí.

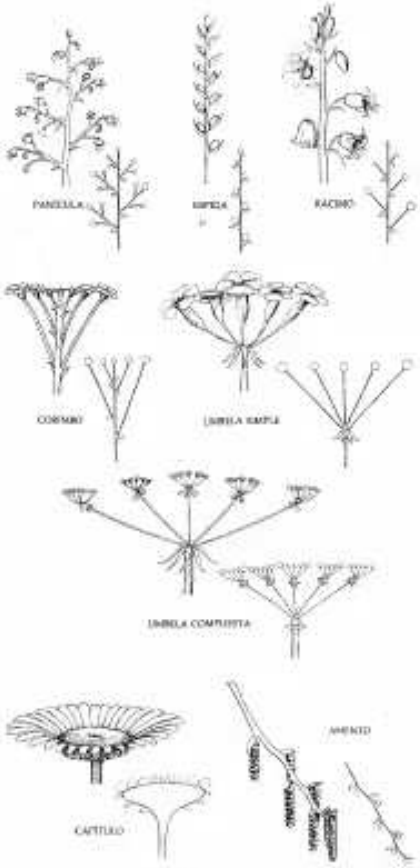
La mayoría de las flores tienen dos tipos de apéndices estériles, los *sépalos* y los *pétalos*, que están unidos al receptáculo por debajo de las partes fértiles de la flor, los *estambres* y los *carpelos*. Los sépalos están situados por debajo de los pétalos, y los estambres por debajo de los carpelos. El conjunto de sépalos recibe el nombre de *cáliz*, y el conjunto de pétalos el de *corola*. El cáliz y la corola juntos forman el *perianto*. Esencialmente los sépalos y los pétalos son estructuras foliares. Normalmente los sépalos son verdes y los pétalos de colores brillantes, aunque en muchas flores ambos verticilos son de un color similar (Figura 18-41).

Los estambres –que en conjunto forman el *androceo* ("morada del hombre")– son microsporofilos. En casi

Los carpelos –que en conjunto forman el *gineceo* ("morada de la mujer")– son megasporofilos plegados longitudinalmente de forma que en su interior contienen uno o más óvulos. Una flor puede tener uno o más carpelos. Si tiene más de uno, los carpelos pueden estar



18-41
Partes florales de una azucena (Lilium hansonii). (a) Una flor intacta. En muchas flores, como en las azucenas, los sépalos y los pétalos son de apariencia similar; entonces las piezas del perianto reciben el nombre de tépalos. Nótese que los sépalos están unidos al receptáculo por debajo de los pétalos. (b) Flor parcialmente diseccionada, con dos tépalos y dos estambres manipulados para poder mostrar el ovario. El gineceo está formado por el ovario, el estilo y el estigma. El estambre está formado por el filamento y la antera. Nótese que los sépalos, los pétalos y los estambres están unidos al receptáculo por debajo del ovario; por lo tanto el ovario es súpero y la flor es hipógina.



18-42
Ilustraciones de algunos tipos de inflorescencia comunes en las angiospermas, acompañadas de diagramas simplificados (coloreados).

flores el *estilo*, una estructura más o menos alargada, conecta el estigma con el ovario. Si los carpelos están fusionados puede ser que haya un estilo o un estigma común, pero también puede ocurrir que cada carpelo

fectas. Si faltan los estambres o los carpelos, la flor es *imperfecta*, y dependiendo de la parte que falte la flor es *estaminada* o *carpelada* ("pistilada"; Figura 18-45). Si la misma planta tiene flores estaminadas y carpeladas,

(a) (b) (c)

(d)

(e)

18-43
Inflorescencias de (a) Dodecatheon pauciflorum, (b) Linaria vulgaris, (c) *altramuz* (Lupinus diffusus), (d) *campanitas de Virginia* (Mertensia virginica), y (e) *cicuta* (Cicuta maculata). *Utilizando la Figura 18-42 como guía, ¿puede identificar estos tipos de inflorescencias?*

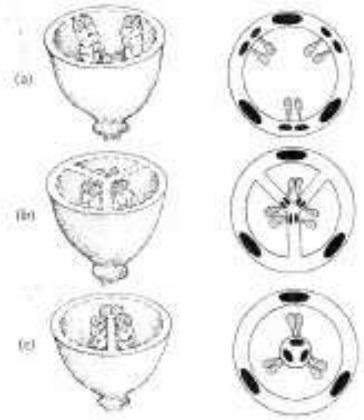
siga teniendo sus propios estilo y estigma. Generalmente (pero no siempre) el ovario común de aquellos carpelos que se han fusionado está compartimentado en dos o más lóculos o cámaras del ovario que contienen los óvulos. Normalmente el número de lóculos está relacionado con el número de carpelos del gineceo.

La *placenta* es aquella parte del ovario donde se han originado los óvulos y donde permanecen unidos en la madurez. La disposición de las placentas (la placentación) y, consiguientemente la de los óvulos, varía en los diferentes grupos de plantas con flor (Figura 18-44). En algunas flores la placentación es *parietal*, esto es, los óvulos están situados sobre la pared del ovario o sobre expansiones del mismo. En otras flores los óvulos se sitúan sobre una columna central de tejido dentro de un ovario compartimentado en tantos lóbulos como carpelos. Este tipo de placentación se denomina *axial*. En otras ocasiones la placentación es *central libre*, los óvulos están sobre una columna central de tejido que no conecta con la pared del ovario. Y, finalmente, algunas flores tienen un solo óvulo situado en la parte basal del ovario unilocular; entonces la placentación es *basal*. Estas diferencias son importantes en la clasificación de las plantas con flor.

Dada la estructura básica de la flor, hay muchas diferencias entre las flores de los distintos tipos de plantas. La mayoría de las flores tienen estambres y carpelos; este tipo de flores reciben el nombre de *perfectas*. Si las flores estaminadas y las flores carpeladas están sobre plantas separadas la especie es *dioica* ("dos moradas"), como ocurre en los sauces y en el acebo americano. También se consideran dioicas aquellas plantas con semilla no angiospermas en las cuales los órganos productores de polen y los órganos productores de semillas no están sobre el mismo individuo, como ocurre en *Ginkgo*, en las cicadófitas y en los enebros y sabinas (coníferas del género *Juniperus*).

Algunos grupos de flores pueden carecer de alguno de los verticilos florales –sépalos, pétalos, estambres o carpelos–. Las flores que tienen los cuatro verticilos reciben el nombre de *completas*. Si falta alguno de los verticilos la flor es *incompleta*. Por lo tanto, una flor imperfecta también es incompleta, pero no todas las flores incompletas son imperfectas.

Las partes florales se pueden disponer en espiral sobre un receptáculo más o menos alargado, o puede que cada conjunto de piezas similares, como los pétalos, estén sobre un nudo de forma verticilada. Las piezas pueden unirse a otras piezas del mismo verticilo (*coalescencia*) o a miembros de otros verticilos (*concrescencia*). Un ejemplo de concrescencia es la unión de los estambres a la corola, unión que es muy común. Los prefijos *spo–* (que significa "separado") o *poli–* se utilizan para indicar que las piezas florales de un mismo

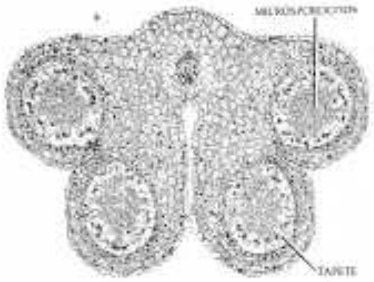


18-44
Tipos de placentación. (a) *Parietal.* (b) *Axial.* (c) *Central libre. No se muestra la placentación basal.*

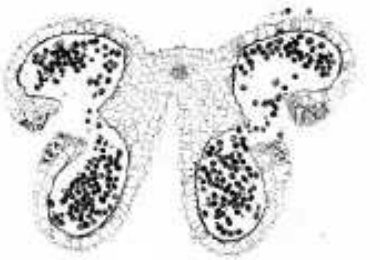
18-45
Flores estaminadas y flores carpeladas de Lithocarpus densiflora. *La mayoría de miembros de la familia Fagaceae, incluidos los robles y las encinas* (Quercus) *son monoicas; las flores carpeladas y las flores estaminadas están separadas, pero ambas se hallan sobre el mismo árbol.*

18-49
Dos secciones transversales de anteras de una azucena (Lilium). (a) Antera inmadura, mostrando los cuatro sacos polínicos que contienen microsporcitos rodeados por el tapete. (b) Antera madura con granos de polen en su interior. Tal y como se puede ver en la fotografía, antes de la dehiscencia se rompe el tejido que hay entre los sacos polínicos adyacentes.

cuales crecerá el tubo polínico. Casi todas las familias de plantas con flor, muchos géneros, y un gran número de especies pueden identificarse únicamente en base a los caracteres de los granos de polen, como el tamaño, el número de poros y la ornamentación. Al mezclar



(a)



(b)

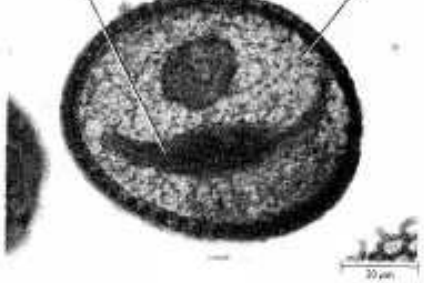
18-50
La pared del grano de polen protege al gametófito masculino en su viaje a menudo azaroso entre la antera y el estigma. La capa externa, o exina, está compuesta principalmente por una sustancia conocida con el nombre de esporopolenina, que es un polímero compuesto principalmente por carotinoides. La exina, que es muy sólida y resistente, a menudo está muy ornamentada.

La ornamentación de las paredes de los granos de polen es característica de las paredes en cada especie, como revelan las fotografías electrónicas de barrido de estos granos de polen. (a) Granos de polen del castaño de indias (Aesculus hippocastanum). (b) Granos de polen de una azucena (Lilium longiflorum). (c) Detalle de la superficie del grano de polen de Ambrosia psilostachya. El polen de esta planta es la causa de la fiebre del heno. Los granos de polen espinosos como estos son comunes entre los miembros de la familia de los girasoles, Asteraceae, a la cual pertenece A. psilostachya.

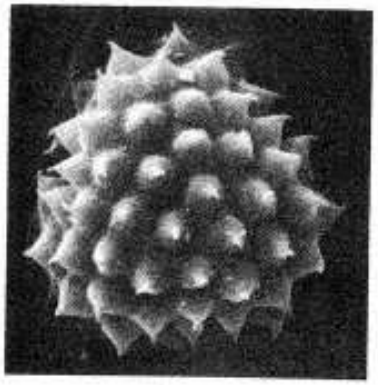
(a)

(b)

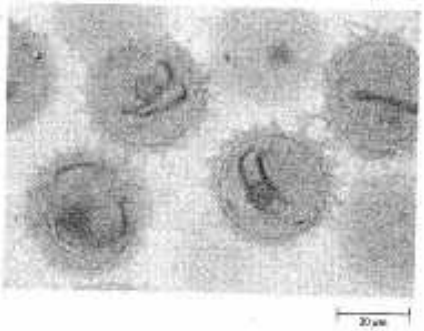
(c)



18-51
Grano de polen maduro de Lilium que contiene el gametófito masculino bicelular. La célula generativa con forma de huso se dividirá mitóticamente y formará dos gametos masculinos; la gran célula del tubo polínico formará el tubo polínico.



(d)



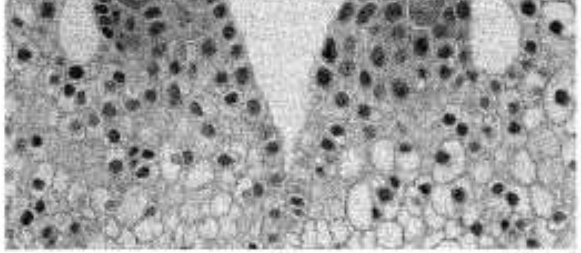
18-52
Granos de polen maduros de Silphium (familia Asteraceae) que contienen un gametófito masculino tricelular. Antes de la polinización, cada grano de polen contiene dos gametos masculinos filamentosos suspendidos en el citoplasma de la gran célula del tubo polínico. En otras palabras, el polen de Silphium se libera en la fase tricelular, mientras que el de Lilium, en la figura anterior, se libera en la fase bicelular.

18-53
Lilium. *Algunas fases del desarrollo del óvulo y del saco embrionario. (a) Dos óvulos jóvenes, cada uno contiene un solo y gran megasporocito. Los*

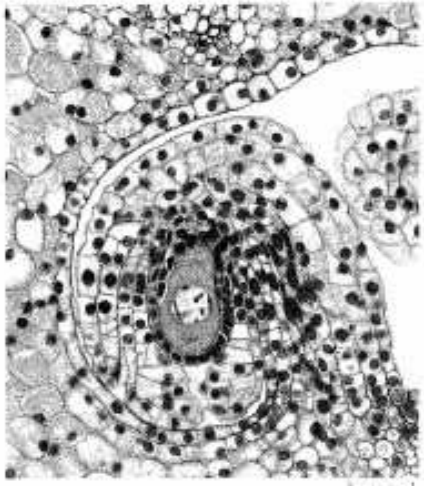
Megasporogénesis y megagametogénesis

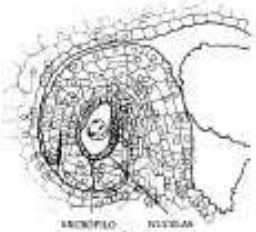
La megasporogénesis es el proceso de formación de la megáspora dentro de la nucela (megasporangio). La megagametogénesis es el proceso de desarrollo de la megáspora para convertirse en megagametófito.

tegumentos aún no han empezado a desarrollarse. (b) Ahora el óvulo ya tiene tegumentos. El megasporocito está en la primera profase de la meiosis. (c) Óvulo con el saco embrionario de ocho núcleos (aquí sólo pueden verse seis de las ocho nucleos). El núcleo polar aún no ha migrado hacia el centro del saco embrionario.



(a)





(b)

(c)

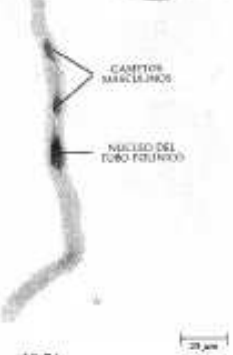
El óvulo es una estructura relativamente compleja; está compuesto por un pie –el *funículo*– que soporta a la nucela envuelta por uno o dos tegumentos. Según las especies a partir de la placenta, o región portadora de óvulos de la pared del ovario, se pueden formar uno o más óvulos. Inicialmente el óvulo en desarrollo es enteramente nucela, pero inmediatamente se forman una o dos capas que la rodean, los tegumentos, que en un extremo dejan una pequeña abertura, el micrópilo (Figura 18-53).

Dentro de la nucela pronto se desarrolla un solo megasporocito (Figura 18-53a). El megasporocito diploide sufre meiosis (Figura 18-53b) y forma cuatro megásporas haploides, que generalmente se disponen en una tétrada alineada. Aquí acaba la megasporogénesis. Normalmente tres de las cuatro megásporas se desintegran; sólo sobrevive y se transforma en megagametofito la que está más alejada del micrópilo.

Pronto la megáspora funcional empieza a desarrollarse a expensas de la nucela y su núcleo se divide mitóticamente. Cada uno de los núcleos resultantes sufre mitosis y los cuatro núcleos aún se dividen mitóticamente de nuevo. Al final de la tercera división mitótica los ocho núcleos se disponen en dos grupos de cuatro, un grupo se sitúa cerca del extremo micropilar del megagametofito y el otro en el extremo opuesto, cerca de la calaza. Uno de los núcleos de cada grupo migra hacia el centro de la célula octonucleada; estos núcleos se conocen con el nombre de *núcleos polares*. Los tres núcleos restantes del extremo micropilar se organizan en lo que se conoce como *aparato de la ovocélula*, que consiste en una *ovocélula* y en dos *células sinérgidas*. Alrededor de los tres núcleos del extremo calazal, también se produce la formación de pared celular, formando las llamadas *células antípodas*. La *célula central*, que contiene los dos núcleos polares, sigue siendo binucleada. Esta estructura octonucleada y de siete células es el gametofito femenino maduro, o *saco embrionario* (Figura 18-53c).

Polinización y fecundación

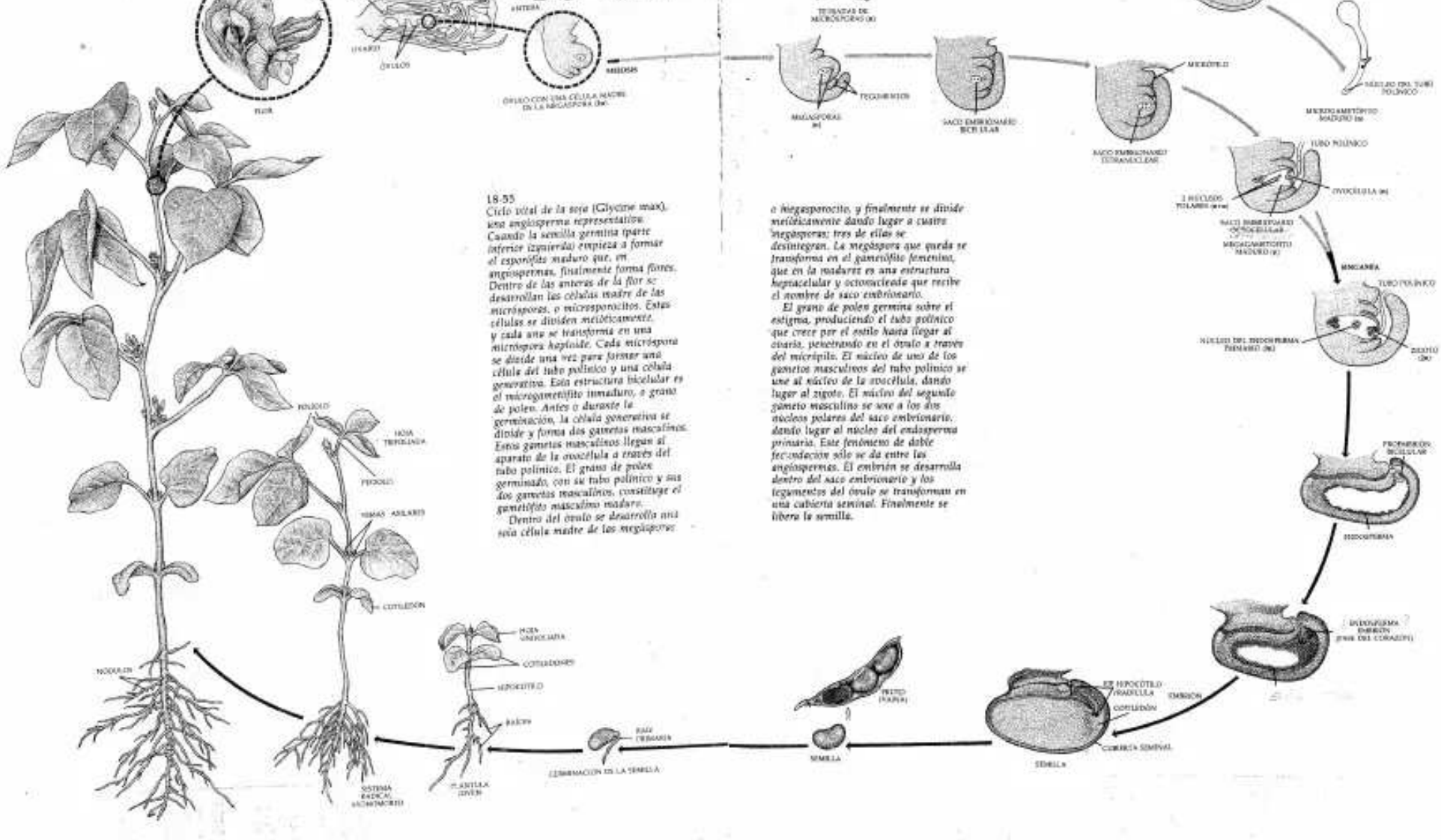
A partir de la *dehiscencia* de las anteras (liberación de su contenido) una gran variedad de vectores (ver Capítulo 29) transfieren los granos de polen hasta los estigmas; el proceso mediante el cual se da esta transferencia recibe el nombre de polinización. Una vez en contacto con el estigma, los granos de polen absorben agua adicional; el agua que entra en los granos de polen procede de la superficie del estigma y entra según los gradientes de potencial hídrico. Después de la hidratación el grano de polen germina formando un tubo polínico. Si la célula germinativa aún no se ha dividido, lo hace ahora y forma dos gametos masculinos. El grano de polen germinado, con su núcleo del tubo polínico y sus dos gametos masculinos, constituye el microgametofito maduro (Figura 18-54).



18-54
Gametofito masculino maduro de Polygonatum. *Los núcleos de los gametos masculinos y el del tubo polínico se pueden ver dentro del tubo polínico.*

El estigma y el estilo están modificados estructural y fisiológicamente para facilitar la germinación del grano de polen y el crecimiento del tubo polínico. La superficie de la mayoría de los estigmas está constituida esencialmente por un tejido glandular *(tejido estigmático)* que secreta una solución que se vuelve azucarada. El tejido estigmático conecta con la ovocélula mediante el *tejido de transmisión*, que es como una senda dentro del estilo por donde crecen los tubos polínicos. Algunos estilos tienen canales abiertos revestidos con tejido de transmisión. En tales estilos el tubo polínico puede crecer tanto a lo largo como por entre las células del revestimiento. En la mayoría de las angiospermas, sin embargo, los estilos son sólidos y sólo tienen uno o dos haces de tejido de transmisión que conectan el estigma con los óvulos. Los tubos polínicos crecen por entre las células del tejido de transmisión o bien dentro de las gruesas paredes de estas células, dependiendo del tipo de planta.

Normalmente el tubo polínico entra en el óvulo a través del micrópilo y se introduce en una de las sinérgidas, que empieza a degenerar poco después de que la polinización haya tenido lugar pero antes de que el tubo polínico haya alcanzado el saco embrionario. En este momento se liberan los dos gametos masculinos y el núcleo del tubo polínico dentro de la sinérgida a través de un poro subterminal que se forma en el tubo polínico. Finalmente, el núcleo de uno de los gametos masculinos entra en la ovocélula y el núcleo de otro gameto entra en la célula central, donde se une a los



18-55
Ciclo vital de la soja (Glycine max), una angiosperma representativa. Cuando la semilla germina (parte inferior izquierda) empieza a formar el esporófito maduro que, en angiospermas, finalmente forma flores. Dentro de las anteras de la flor se desarrollan las células madre de las micrósporas, o microsporocitos. Estas células se dividen meióticamente, y cada una se transforma en una micróspora haploide. Cada micróspora se divide una vez para formar una célula del tubo polínico y una célula generativa. Esta estructura bicelular es el microgametófito inmaduro, o grano de polen. Antes o durante la germinación, la célula generativa se divide y forma dos gametos masculinos. Estos gametos masculinos llegan al aparato de la ovocélula a través del tubo polínico. El grano de polen germinado, con su tubo polínico y sus dos gametos masculinos, constituye el gametófito masculino maduro.

Dentro del óvulo se desarrolla una sola célula madre de las megásporas o megasporocito, y finalmente se divide meióticamente dando lugar a cuatro megásporas; tres de ellas se desintegran. La megáspora que queda se transforma en el gametófito femenino, que en la madurez es una estructura bicelular y octonucleada que recibe el nombre de saco embrionario.

El grano de polen germina sobre el estigma, produciendo el tubo polínico que crece por el estilo hasta llegar al ovario, penetrando en el óvulo a través del micrópilo. El núcleo de uno de los gametos masculinos del tubo polínico se une al núcleo de la ovocélula, dando lugar al zigoto. El núcleo del segundo gameto masculino se une a los dos núcleos polares del saco embrionario, dando lugar al núcleo del endosperma primario. Este fenómeno de doble fecundación sólo se da entre las angiospermas. El embrión se desarrolla dentro del saco embrionario y los tegumentos del óvulo se transforman en una cubierta seminal. Finalmente se libera la semilla.

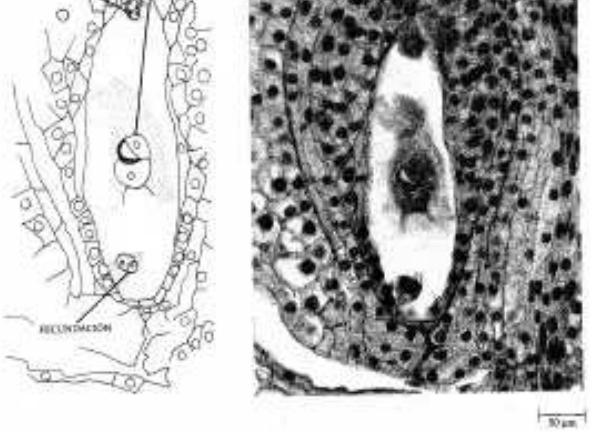
18-56
Lilium. *Doble fecundación.* En la *mitad inferior de la fotografía puede verse la unión de los núcleos de un gameto*

ductos de reserva principales de las semillas son hidratos de carbono, proteínas y lípidos.

Las semillas de las angiospermas difieren de las de las gimnospermas en el origen de su reserva alimenticia. En las angiospermas la reserva alimenticia del gametófito femenino y la ovocélula está asociada a dos sinérgidas; el conjunto de estas tres células recibe el nombre de aparato de la ovocélula.

Los gametófitos masculinos de gimnospermas y de angiospermas forman granos de polen. Ninguno de los dos grupos

masculino y de la ovocélula —"verdadera" fecundación—. En la parte media de la fotografía se observa la triple fusión del núcleo del otro gameto masculino con los dos núcleos polares.



dos núcleos polares (Figura 18-56). Recordemos que en el gimnospermas sólo uno de los dos gametos masculinos es funcional: uno se une a la ovocélula y el otro degenera. Aquí los dos gametos son funcionales: uno se une a la ovocélula y el otro a los núcleos polares. Este proceso recibe el nombre de *doble fecundación*, y es una característica única de las angiospermas. Como se ha indicado previamente, la "verdadera" fecundación o singamia sólo implica la unión de gametos, en este caso de la ovocélula y del gameto masculino. Con esta unión se forma un zigoto diploide. La unión del otro gameto masculino con los núcleos polares, llamada *fusión triple*, resulta en la formación de un *núcleo del endosperma primario* triploide. El núcleo del tubo polínico se desintegra durante el proceso de la doble fecundación, y la sinérgica y antípodas restantes se desintegran durante el mismo proceso o en las primeras fases de la diferenciación del saco embrionario.

Desarrollo de la semilla y del fruto

A partir de la doble fecundación se inician cuatro procesos: el núcleo del endosperma primario se divide y forma el *endosperma*; el zigoto se transforma en un embrión; los tegumentos se transforman en cubierta seminal; y la pared del ovario y estructuras relacionadas se transforman en un fruto.

Al contrario que en la embriogenia de la mayoría de las gimnospermas, que empieza con una fase nuclear libre, la embriogenia de las angiospermas recuerda a la de las plantas vasculares sin semilla en que la primera división nuclear del zigoto va acompañada de la formación de pared celular. En las primeras fases del desarrollo los embriones de las dicotiledóneas y los de las monocotiledóneas sufren una secuencia de divisiones celulares similar, en ambos casos el embrión se transforma en un cuerpo esférico. Las diferencias aparecen con la formación de los cotiledones: el embrión dicotiledóneo forma dos cotiledones, mientras que el embrión monocotiledóneo forma sólo uno. En la Sección 5 se presentan los detalles de la embriogenia en angiospermas.

La formación del endosperma empieza con la división mitótica del núcleo del endosperma primario, que normalmente es anterior a la primera división del zigoto. En algunas angiospermas la formación de paredes celulares está precedida por un número variable de divisiones nucleares libres (formación de endosperma de tipo nuclear); en otras especies tanto la mitosis inicial como las posteriores van seguidas de citocinesis (formación de endosperma de tipo celular). Aunque el endosperma se puede desarrollar de varias maneras, la función del tejido resultante siempre es la misma: actúa como fuente de nutrientes esenciales para el desarrollo del embrión y, en muchos casos, también de la plántula joven. En las semillas de algunos grupos de angiospermas la nucela prolifera formando un tejido de reserva conocido con el nombre de *perisperma*. Algunas semillas tienen endosperma y perisperma, como ocurre en la remolacha (*Beta*). En la mayoría de las dicotiledóneas y en algunas monocotiledóneas, sin embargo, el embrión en desarrollo absorbe todo o casi todo el tejido de reserva antes de entrar en estado de latencia, como ocurre en los guisantes o en las judías. Normalmente el embrión de este tipo de semillas desarrolla cotiledones carnosos que actúan como reserva alimenticia. Los pro-

cia. En las gimnospermas la reserva proviene del gametófito femenino; en angiospermas proviene, por lo menos inicialmente, del endosperma, un tejido que no es ni gametofítico ni esporofítico.

Simultáneamente a la transformación del óvulo en semilla, el ovario (y a veces partes de la flor o de la inflorescencia) se transforma en un fruto. Cuando esto ocurre la pared del ovario, el *pericarpio*, a menudo se engruesa y se diferencia en capas: el exocarpo (la capa externa), el mesocarpo (la capa intermedia) y el endocarpo (la capa interna), o sólo en exocarpo y endocarpo. Generalmente estas capas son más aparentes en frutos carnosos que en frutos secos. En el Capítulo 29 se tratan los frutos con más detalle.

En la Figura 18-55 se resume el ciclo vital de una angiosperma.

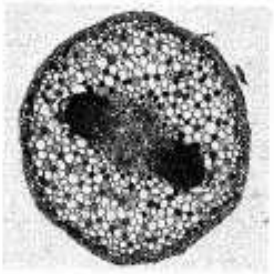
RESUMEN

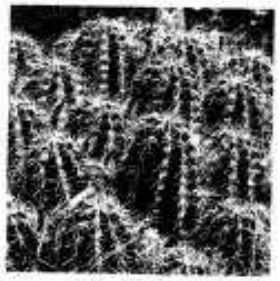
Las plantas con semilla comprenden a las gimnospermas y a las angiospermas. Además de producir semillas, todas estas plantas tienen megafilos. Los requisitos previos que determinan la existencia de semillas son la heterosporia; la retención de una sola megáspora dentro del megasporangio; el desarrollo de un embrión, o esporófito joven, dentro del megagametófito; y los tegumentos. Todas las semillas están formadas por una cubierta seminal derivada del tegumento, un embrión, y una reserva alimenticia. En gimnospermas la reserva alimenticia procede del gametófito femenino haploide; en angiospermas procede del endosperma generalmente triploide. Las semillas más antiguas que se conocen son del Devónico, de hace unos 360 millones de años. Los progenitores de las gimnospermas son seguramente las progimnospermas, un grupo de plantas vasculares sin semilla del Paleozoico, a partir de las cuales posiblemente se formaron por separado los diferentes grupos de gimnospermas.

Las gimnospermas actuales se agrupan en cuatro divisiones: Cycadophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta y Gnetophyta. Las angiospermas, o plantas con flor, pertenecen a la división Anthophyta, que está dividida en dos grandes clases: Monocotyledoneae y Dicotyledoneae.

El ciclo vital de gimnospermas y angiospermas es esencialmente similar: una alternación heteromórfica de generaciones con grandes esporófitos independientes y gametófitos extremadamente reducidos. En gimnospermas los óvulos (megasporangios más tegumentos) están expuestos sobre la superficie de los megasporofilos o de estructuras análogas, mientras que en angiospermas los óvulos están protegidos dentro de los megasporofilos (carpelos). La estructura reproductiva distintiva de las angiospermas —la flor— se caracteriza por la presencia de carpelos.

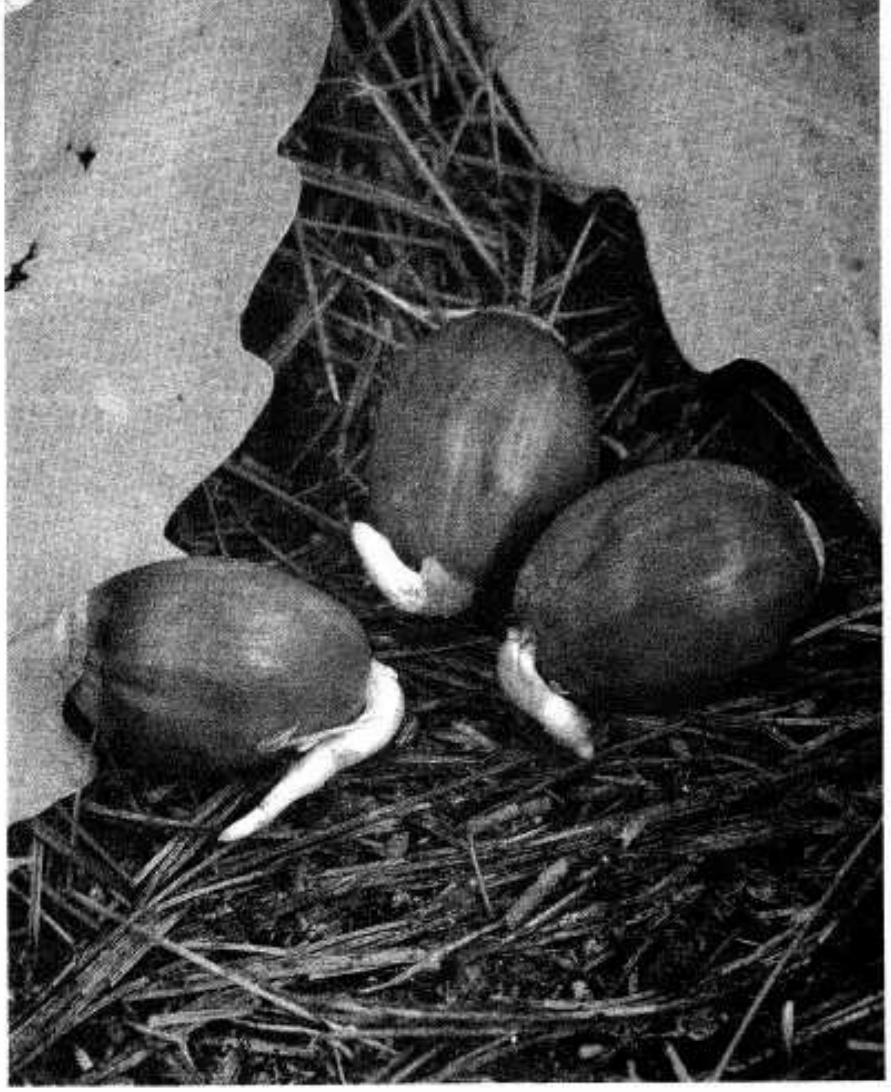
Los gametófitos de las angiospermas son más reducidos que los de las gimnospermas. En la madurez el gametófito femenino de la mayoría de las gimnospermas es una estructura pluricelular que contiene más de un arquegonio. En la mayoría de los casos el gametófito femenino de las angiospermas, normalmente llamado saco embrionario, es una estructura heptacelular y octonucleada. Carecen de arquegonio





El cuerpo de las Angiospermas: Estructura y desarrollo

C A P Í T U L O 19



19-1
Bellotas –los frutos de robles y encinas (Quercus)– germinando sobre el suelo del bosque. La primera estructura que emerge es la raíz, que ancla a la joven planta en el suelo y que absorbe el agua esencial para el crecimiento de la plántula en desarrollo.

Desarrollo inicial del cuerpo vegetal

En la sección anterior hemos trazado el largo desarrollo evolutivo de las angiospermas a partir de su presumible antepasado –un alga verde pluricelular relativamente compleja– a través de una serie de plantas vasculares primitivas cuyos ejes bifurcados fueron los precursores de las hojas y las raíces de las plantas vasculares más modernas.

En esta sección nos centraremos principalmente en el resultado de esta historia evolutiva: la planta con flor. Este capítulo empieza donde acababa la historia del ciclo de las angiospermas en la Sección 4 –con la semilla formada por una cubierta seminal, una reserva alimenticia y un embrión. Seguiremos con la formación del embrión puesto que a través de este proceso, denominado embriogenia, aparecen y se empiezan a organizar los tejidos que formarán el cuerpo vegetativo de la planta.

EL EMBRIÓN MADURO Y LA SEMILLA

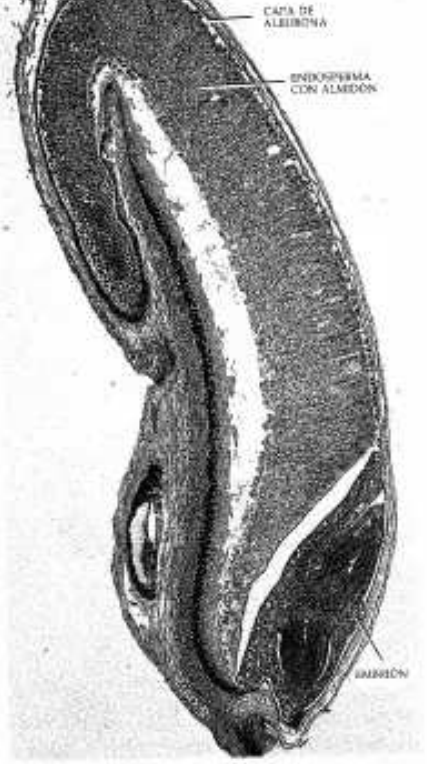
El embrión maduro de las plantas con flor está formado por un eje con apariencia de tallo que lleva uno o dos cotelidones (Figuras 19-2 y 19-3). Los cotiledones, que en algunas ocasiones reciben el nombre de hojas seminales, son las primeras hojas del esporófito joven. Tal como indican los nombres *dicotiledóneo* y *monocotiledóneo*, los embriones de las plantas dicotiledóneas tienen dos cotiledones y los de las plantas monocotiledóneas tienen sólo uno.

Los meristemas apicales del tallo y de la raíz están situados en los polos opuestos del eje embrionario. Tal como se ha visto anteriormente (ver página 6) los meristemas apicales están situados en los extremos de todos los tallos y raíces. Los meristemas están compuestos de células meristemáticas, que son células fisiológicamente jóvenes y capaces de dividirse repetidamente. En el embrión, el meristema apical del tallo se localiza en el extremo del *epicótilo*, el eje caulinar que se halla por encima (*epi-*) de los cotiledones. En algunos embriones el epicótilo está formado por poco más que el meristema apical (Figuras 19-2b y 19-3b), mientras que en otros es portador de una o más hojas jóvenes

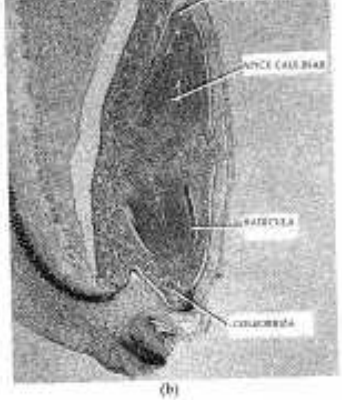
Todas las semillas están incluidas en una *cubierta seminal* que se desarrolla a partir de los tegumentos del óvulo y protege al embrión. Normalmente la cubierta seminal tiene menos grosor que el que tenían los tegumentos originalmente. Esta cubierta seminal tan fina y

produce una estructura con apariencia del tallo denominada *suspensor*, que une el embrión al micrópilo.

A través de una progresión ordenada de divisiones, finalmente el embrión se diferencia en una estructura casi esférica –el embrión propiamente dicho– y en el



(a)



(b)

19-4
(a) *Sección longitudinal de un grano maduro de trigo* (Triticum aestivum). *Las capas que cubren la semilla de trigo fundamentalmente están formadas por el pericarpo. La cubierta seminal, que está fusionada al pericarpo, se desintegra durante el desarrollo del grano.* (b) *Detalle del embrión de trigo maduro.*

En el Capítulo 18, donde se discute el desarrollo de la semilla de las angiospermas, se ha mencionado que en la mayoría de las dicotiledóneas el embrión en desarrollo absorbe gran parte o la totalidad de las reservas alimenticias del endosperma y del perisperma (en caso de que esté presente), y que los embriones de estas semillas desarrollan cotiledones carnosos con reservas alimenticias. Los cotiledones de la mayoría de los embriones de las dicotiledóneas son carnosos y ocupan la mayor parte del volumen de la semilla. Las semillas de girasol, de nogal, de judía (o frijol) y de guisantes (o arveja) (Figura 19-2a, c) son ejemplos familiares de semillas que carecen de endosperma. Las dicotiledóneas con grandes cantidades de endosperma (por ejemplo, el ricino o higuerilla) tienen cotiledones finos y membranosos (Figura 19-2b) y durante la embriogenia absorben las reservas alimenticias del endosperma.

El único cotiledón de las monocotiledóneas, aunque es algo carnoso, normalmente desempeña funciones de absorción en vez de almacenar reservas alimenticias (Figura 19-3). Embebido en el endosperma, el cotiledón absorbe alimento mediante digestión enzimática. Luego el alimento digerido se mueve vía cotiledón hacia las zonas del embrión en crecimiento. Los embriones de las gramíneas pertenecen a uno de los grupos de embriones de monocotiledóneas más altamente diferenciados (Figuras 19-3a y 19-4). Cuando está completamente formado, el embrión de una gramínea tiene un cotiledón macizo, el *escutelo*, que está estrechamente unido al endosperma. El escutelo, como los demás cotiledones de la mayoría de las monocotiledóneas, actúa absorbiendo las reservas alimenticias del endosperma. El escutelo está unido lateralmente al eje del embrión, que tiene una radícula en el extremo inferior y una plúmula en el extremo superior. Tanto la radícula como la plúmula están dentro de unas estructuras protectoras con apariencia de vaina llamadas *coleorriza* y *coleoptilo*, respectivamente (Figuras 19-3a y 19-4b).

seca suele tener una textura semejante a la del papel, pero en la mayoría de los casos es muy resistente y altamente impermeable al agua. A menudo en la cubierta seminal se puede distinguir un pequeño poro que corresponde al micrópilo (la pequeña apertura que dejan los tegumentos). Normalmente el micrópilo va asociado a una cicatriz, denominada *hilo*, que queda en la cubierta seminal después de que la semilla se ha separado de su pie, o *funículo* (ver las semillas situadas a la izquierda de la Figura 19-2a, c).

LA FORMACIÓN DEL EMBRIÓN

En las dicotiledóneas y monocotiledóneas las primeras etapas del desarrollo del embrión son esencialmente iguales (Figuras 19-5 y 19-6). La formación del embrión empieza con la división de la ovocélula fecundada, o zigoto, dentro del saco embrionario del óvulo. En la mayoría de las plantas con flor, la primera división del zigoto es transversal, o casi transversal, respecto al eje longitudinal del zigoto (Figuras 19-5a y 19-6a). Con esta división se establece la polaridad del embrión: el polo superior (calazal) es el principal encargado del crecimiento del embrión; el polo inferior (micropilar) suspensor (Figuras 19-5b, c, d y 19-6b, c y d). A menudo se denomina *proembrión* al embrión que aún no ha alcanzado esta fase.

En las páginas 316 y 343 se habían mencionado los suspensores en relación a los embriones de *Lycopodium*, *Selaginella* y *Pinus* como estructuras que simplemente empujaban al embrión en desarrollo dentro de los tejidos nutritivos. Hasta hace poco se creía que los suspensores de los embriones de angiospermas desempeñaban limitadamente un papel parecido. Actualmente parece que los suspensores de las angiospermas también están implicados activamente en la absorción de nutrientes del endosperma. Además, en algunos casos durante los periodos de crecimiento rápido, parece ser que el mismo embrión utiliza las sustancias proteicas producidas en el suspensor.

En esta etapa el embrión propiamente dicho está formado por una masa de células relativamente indiferenciadas. Sin embargo, como resultado de los cambios en la estructura interna del embrión, muy pronto empieza el desarrollo de los sistemas de tejidos del vegetal. La futura epidermis, la *protodermis*, se forma mediante divisiones periclinales de las células más externas del embrión (Figuras 19-5d y 19-6d). (Las divisiones periclinales son aquellas en las que la placa celular que se forma entre las dos células hijas es paralela a la superficie de la parte del vegetal donde ocurre la

EL TRIGO

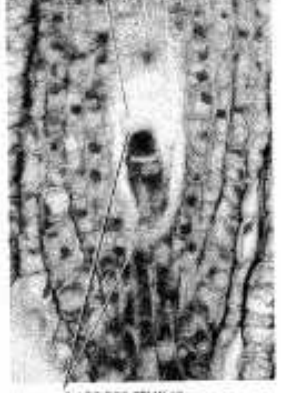
Como todas las gramíneas, el trigo (*Triticum aestivum*) es una monocotiledónea, y su fruto –el grano de trigo– contiene una sola semilla. Las capas que cubren el grano de trigo son el pericarpo y los restos de la cubierta seminal. El endosperma y el embrión están situados dentro de estas capas protectoras. El endosperma representa más del 80 por ciento del volumen total del grano de trigo. La capa más externa del endosperma recibe el nombre de capa de aleurona y contiene reservas lipídicas y proteicas. La capa de aleurona rodea al endosperma que contiene almidón, así como al embrión.

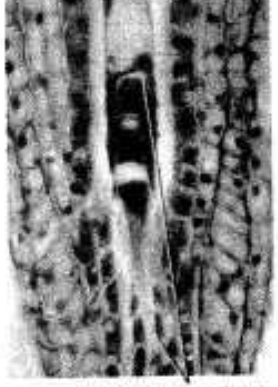
La harina blanca se extrae de este endosperma almidonoso. En la molienda del trigo se separa el salvado que está formado por las cubiertas protectoras y la capa de aleurona. El salvado constituye un 14 por ciento del grano de trigo. Realmente, el salvado disminuye algo el valor nutritivo del grano de trigo; como mayoritariamente es celulosa, los seres humanos no podemos digerirlo y tiende a aumentar la velocidad de paso por el tracto intestinal, disminuyendo la absorción. El embrión ("el germen de trigo"), que representa un 3 por ciento del volumen del grano, también se separa porque su alto contenido en aceite reduce el tiempo en que la harina puede ser almacenada. El salvado y el germen de trigo, que contienen la mayoría de las vitaminas que tiene el grano de trigo, actualmente se utilizan cada vez más para el consumo humano, así como para el ganado.

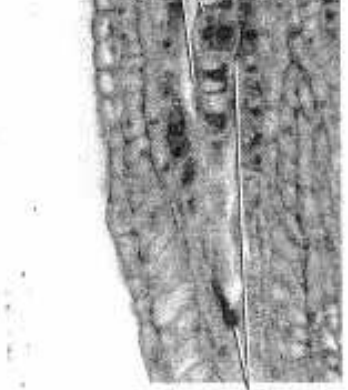
19-5
Diferentes fases en el desarrollo del embrión de la bolsa de pastor (Capsella bursapastoris), *una dicotiledónea.*
(a) *Fase de dos células, resultado de*

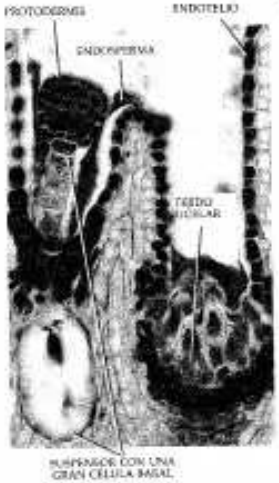
división.) Además, como resultado de las diferencias en la cantidad de vacuolas y en la densidad de las células del embrión, se empiezan a formar el *procámbium* y el *meristema fundamental*. El meristema fundamental, al-

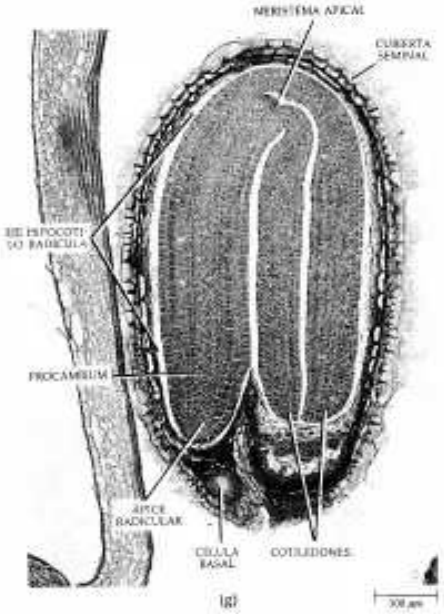
la división transversal del zigoto.
(b) Proembrión de tres células.
(c) Proembrión de seis células. Se distingue el suspensor de las dos células terminales, que desarrollarán el embrión propiamente dicho.
(d) El embrión es globular y tiene una protodermis. La gran célula que está cerca de la base de la figura es la célula basal del suspensor. (e) Embrión en la fase de forma de corazón (emergencia de los cotiledones). (f) Embrión en la fase de torpedo. En Capsella el embrión se curva. (g) Embrión maduro.
La capa oscura de células paralela al saco embrionario de (a) a (f) es el endotelio, la capa más interna de los tegumentos.











19-6
Algunas fases en el desarrollo del embrión de la saeta de agua (Sagittaria), una monocotiledónea. Los primeros estadios se muestran en (a) a (d), (g)

tralmente vacuolado y menos denso, forma el *tejido fundamental*, que rodea al procámbium, el precursor de los tejidos vasculares (xilema y floema), menos vacuolado y más denso. La protodermis, el meristema fundamental y el procámbium –los llamados *meristemas primarios*– son continuos entre los cotiledones y el eje del embrión (Figura 19-5f, g y 19-6e, f).

El desarrollo de los cotiledones puede empezar durante la formación de los meristemas primarios o después de ella. (La etapa de desarrollo del embrión que precede a la del desarrollo de los cotiledones a menudo recibe el nombre de fase globular.) Al formarse los cotiledones de las dicotiledóneas, el embrión globular va adquiriendo graduamente una forma bilobulada. Esta etapa de desarrollo del embrión de las dicotiledóneas a menudo se denomina fase de forma de corazón (Figura 19-5e).

El embrión de las monocotiledóneas no tiene fase de forma de corazón, puesto que sólo forma un cotiledón. En vez de esto, el embrión adquiere una forma cilíndrica (Figura 19-6e). Cuando el desarrollo del embrión continúa, el cotiledón y el eje se alargan (en la denominada fase de torpedo), y paralelamente los meristemas primarios se van extendiendo (Figuras 19-5f y 19-6f). Durante la elongación, el embrión puede permanecer recto o bien puede curvarse. El único cotiledón de las monocotiledóneas a menudo se hace tan grande en comparación al resto del embrión que aparece como la estructura dominante (ver Figura 19-3b). Con el crecimiento continuo del embrión, las células del suspensor se van apretando gradualmente.

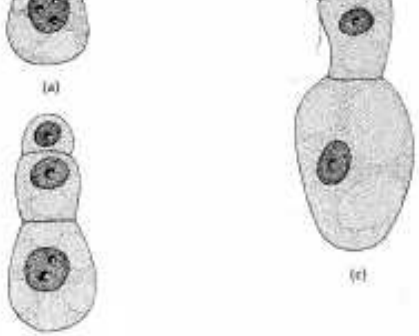
Durante las primeras etapas de la embriogenia la división celular tiene lugar por todo el esporófito joven. Sin embargo, a medida que el embrión se va desarrollando, la adición de nuevas células queda restringida a los meristemas apicales del tallo y de la raíz. En dicotiledóneas, el meristema apical del tallo se eleva por entre los dos cotiledones (Figura 19-5g). En monocotiledóneas se eleva lateralmente respecto al cotiledón y está totalmente envuelto por una extensión semejante a una vaina que parte de la base del cotiledón (Figura 19-6f). Los meristemas apicales del tallo y de la raíz son de gran importancia, puesto que estos tejidos son la fuente de prácticamente todas las nuevas células responsables del desarrollo de la plántula y de la planta adulta a partir del embrión.

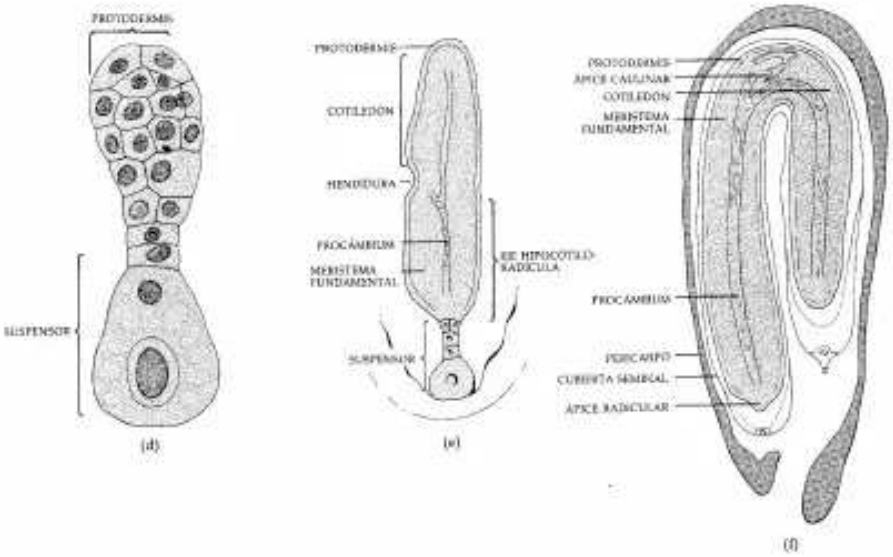
Durante todo el periodo de formación del embrión se establece un flujo continuo de nutrientes entre la planta madre y los tejidos del óvulo, de manera que se produce un almacenamiento masivo de productos de reserva dentro del endosperma, del perisperma, o de los cotiledones de la semilla en desarrollo. Posteriormente, el pie, o funículo, que está conectando el óvulo a la pared del ovario se separa del óvulo, y éste se convierte en un sistema nutricionalmente cerrado. Por último la semilla se deseca cediendo agua al ambiente que la rodea y la cubierta seminal se endurece, encerrando el embrión y la reserva alimenticia dentro de una "armadura protectora".

REQUERIMIENTOS PARA LA GERMINACIÓN DE LA SEMILLA

debajo o por encima del intervalo de temperaturas característico de cada especie. Para muchas especies el margen mínimo es de 0° a 5 °C; el máximo de 45° a 48 °C; y el intervalo óptimo es de 25° a 30 °C.

Fase de dos células, resultado de la división transversal del zigoto.
(b) Proembrión de tres células. (c) Sin contar la gran célula basal, ahora el embrión está formado por cuatro células. Estas cuatro células, a través de una serie de divisiones, forman el embrión propiamente dicho. (d) La protodermis se ha iniciado en el polo terminal del embrión propiamente dicho. En esta fase, el suspensor está formado sólo por dos células, una de ellas es la gran célula basal. En (a) y (f) se muestran los últimos estadios del desarrollo del embrión. (e) La depresión, o hendidura (el lugar del futuro ápice caulinar) se ha formado en la base del cotiledón en emergencia. (f) Dicotiledón curvado: el embrión está cerca de la madurez.





fuego (Figura 19-7). Finalmente, las semillas de aquellas especies que viven en los claros del bosque dependen de la muerte de alguno de los árboles altos o de alguna otra perturbación que abra un claro antes de

En el guisante o arveja *(Pisum sativum)* el epicótilo es la estructura que se alarga y forma el gancho. Conforme el epicótilo se endereza la plúmula queda situada por encima de la superficie del suelo. Los cotiledones

Normalmente el crecimiento del embrión se detiene mientras la semilla madura y se dispersa. La reanudación del crecimiento del embrión, o *germinación* de la semilla, depende de muchos factores, tanto externos como internos. Entre los externos, o ambientales, hay tres factores especialmente importantes: el agua, el oxígeno, y la temperatura. Además las semillas pequeñas, como las de lechuga *(Lactuca sativa)* y las de muchas gramíneas, normalmente para germinar necesitan exposición lumínica (ver página 501).

La mayoría de las semillas maduras son extremadamente secas, normalmente sólo contienen de un 5 a un 10 por ciento de su peso total en agua. Así pues, la germinación no es posible hasta que la semilla embeba el agua necesaria para sus actividades metabólicas. Entonces se activan los enzimas que ya están presentes en la semilla, y se sintetizan algunos nuevos para la digestión y la utilización de las reservas alimenticias que se habían acumulado en las células de la semilla durante el período de formación del embrión. Las mismas células que antes habían sintetizado enormes cantidades de productos de reserva ahora realizan el proceso metabólico contrario. En el embrión empieza el crecimiento y la división de las células siguiendo el patrón característico de cada especie. El crecimiento posterior necesita de un aporte continuo de agua y de nutrientes. Cuando la semilla embebe agua se hincha, y en su interior se alcanza una presión considerable (ver el ensayo sobre "Imbibición", página 60).

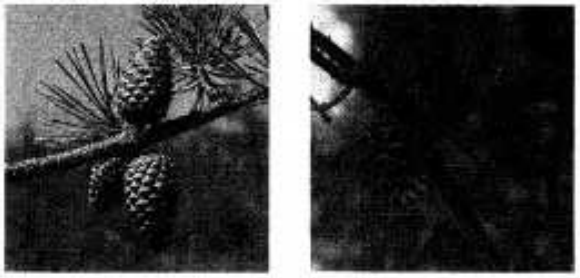
Durante las primeras fases de la germinación, la respiración puede ser completamente anaerobia, pero tan pronto como se rompe la cubierta seminal la semilla pasa a respirar aeróbicamente y, por lo tanto, necesita oxígeno. Si el suelo está saturado de agua, la cantidad de oxígeno utilizable por la semilla puede ser insuficiente para que se produzca la respiración aerobia, y entonces la semilla no podrá germinar.

Aunque muchas semillas germinan en una amplia gama de temperaturas, normalmente no germinan por

Algunas semillas no germinan aunque las condiciones externas sean favorables. Estas semillas están en período de *latencia*. Las causas más comunes de la latencia de las semillas son la inmadurez fisiológica del embrión y la impermeabilidad de la cubierta seminal al agua y, algunas veces, al oxígeno. Algunas semillas fisiológicamente inmaduras antes de germinar tienen que sufrir una serie compleja de cambios enzimáticos y bioquímicos que colectivamente reciben el nombre de *postmaturación*. En las regiones templadas, la postmaturación se induce con las temperaturas bajas del invierno. Así, la necesidad de un período de postmaturación previene la germinación de la semilla durante las inclemencias invernales, en las cuales no podría sobrevivir.

La latencia tiene una gran importancia para la supervivencia de la planta. Como queda patente en el ejemplo de la postmaturación, es un método para asegurar que, cuando se produzca la germinación, las condiciones sean favorables para el crecimiento de la plántula. Algunas semillas tienen que pasar por el intestino de pájaros o de mamíferos para poder germinar, de manera que se consigue una amplia dispersión de la especie. Algunas semillas de especies desérticas sólo germinarán cuando las sustancias inhibidoras de la cubierta seminal hayan sido lixiviadas por el agua de lluvia; esta adaptación asegura que la semilla sólo germinará durante aquellos inusuales períodos en que la lluvia del desierto asegura que la plántula madure. De forma similar, otras semillas tienen que romperse mecánicamente, como por ejemplo mediante los torbellinos que se producen en aguas turbulentas que también arrastran guijarros. Otras semillas permanecen latentes dentro de los conos o frutos hasta que el calor del fuego libera las semillas. Por ejemplo, en algunas especies de *Pinus* el calor derrite la resina que cierra herméticamente las escamas de los conos, y entonces se liberan las semillas; de esta forma se asegura la persistencia de las especies en áreas frecuentemente arrasadas por el

19-7
Conos serótinos de un pino (Pinus rigida) antes (a) y después (b) de estar expuestos al fuego. Los conos serótinos permanecen cerrados sobre el árbol hasta que las semillas maduran. La causa inmediata de la serotinia es el elevado punto de fusión de la resina que sella las escamas del cono, y parece que está bajo control genético. El fuego funde la resina, los conos se abren y las semillas son liberadas en lugares abiertos por el fuego. Los individuos de Pinus rigida con conos que se abren normalmente tienen ventaja en hábitats donde los claros se abren por otras perturbaciones que no sean el fuego.



Finalmente, uno o más de los meristemas apicales vegetativos del tallo se convierte en un meristema apical reproductivo, esto es, en un meristema que forma una flor o una inflorescencia (agrupación de flores). Cuando se han formado las flores la planta está preparada

poder germinar. Por consiguiente, las estrategias de germinación de los vegetales están estrechamente ligadas a los problemas ecológicos de sus hábitats particulares. (Ver el Capítulo 25, página 506, para ampliar el tema de la latencia de las semillas.)

DEL EMBRIÓN A LA PLANTA ADULTA

Cuando se produce la germinación, la primera estructura que emerge de la mayoría de las semillas es la radícula, o raíz embrionaria (Figura 19-1); esto permite que la plántula en desarrollo se fije al suelo y absorba agua. La prolongación de esta primera raíz, llamada *raíz primaria*, desarrolla ramificaciones, o *raíces laterales*, y a su vez estas raíces pueden dar lugar a raíces laterales adicionales. De esta manera se desarrolla un sistema radicular muy ramificado. Normalmente en las monocotiledóneas la raíz primaria tiene una vida muy corta, y el sistema radicular del adulto se forma a partir de *raíces adventicias* que nacen de los nudos (las partes del tallo a las que están unidas las hojas) y que luego producen raíces laterales.

La forma en la que el tallo emerge de la semilla varía según las especies. Por ejemplo, en la semilla de judía (*Phaseolus vulgaris*) después de que la raíz ha emergido, el hipocótilo se alarga y durante este proceso de elongación se curva (Figura 19-2a). De esta manera se protege al delicado ápice caulinar de posibles daños, ya que es arrastrado en vez de ser empujado a través del suelo. Cuando la curva o gancho (como se le suele llamar), alcanza la superficie del suelo, se endereza elevando a los cotiledones y a la plúmula por encima del suelo. Este tipo de germinación de la semilla, en el cual los cotiledones son transportados por encima del nivel del suelo, recibe el nombre de *epígea*.

Durante la germinación y el posterior desarrollo de la plántula, los nutrientes almacenados en los cotiledones se digieren y se transportan a las partes de la joven plántula que están creciendo. Gradualmente los cotiledones disminuyen de tamaño, se debilitan, se marchitan y eventualmente caen. Entonces la plántula ya se ha establecido; esto es, ya no dependerá más de las reservas de los cotiledones para su nutrición. La plántula se ha convertido en un organismo autótrofo fotosintetizador.

La germinación de la semilla de ricino o higuerilla (*Ricinus communis*) esencialmente es similar a la de la judía, excepto en que las reservas alimenticias de la semilla de ricino están en el endosperma. Cuando el gancho se alarga el endosperma y a menudo la cubierta seminal se transportan al exterior, junto a los cotiledones y la plúmula. Durante este período, los cotiledones absorben los nutrientes digeridos del endosperma y los transportan hacia las partes de la plántula en crecimiento. Tanto en el ricino como en la judía, los cotiledones son verdes mientras están expuestos a la luz, pero no tienen una función fotosintética importante.

permanecen en el suelo (Figura 19-2c), donde finalmente se descomponen. Este tipo de germinación, en el cual los cotiledones permanecen en el suelo, recibe el nombre de *hipógea*.

En la inmensa mayoría de las semillas de monocotiledóneas las reservas alimenticias están en el endosperma. En las semillas de monocotiledóneas relativamente simples, como las de cebolla (*Allium cepa*), el único cotiledón tubular existente emerge y forma el gancho (Figura 19-3b). Cuando el cotiledón se endereza eleva la cubierta seminal y al endosperma que está en su interior. Durante todo este período, y durante algún tiempo más, el embrión contiene la mayoría de sus nutrientes del endosperma a través del cotiledón. Además, el cotiledón verde de la cebolla funciona como una hoja fotosintética, contribuyendo significativamente a la nutrición de la plántula en desarrollo. Seguidamente la plúmula, que estaba incluida dentro de una vaina formada por la base del cotiledón, se alarga y emerge del cotiledón.

Nuestro último ejemplo de germinación será el del maíz (*Zea mays*), una monocotiledónea que tiene un embrión altamente diferenciado (ver Figura 19-8). Tanto la radícula como la plúmula están incluidas en una estructura en forma de vaina, la coleorriza y el coleoptilo, respectivamente. La coleorriza es la primera estructura que crece a través del pericarpo (la pared del ovario madura) del grano de maíz. (En el maíz, los tegumentos se desintegran durante el desarrollo de la semilla y del fruto, y por lo tanto el pericarpo funciona como una "cubierta seminal".). Luego la radícula, o raíz primaria, sigue a la coleorriza, se alarga muy rápidamente y pronto la penetra. Después de la emergencia de la raíz primaria, el coleoptilo emerge con la elongación del primer *entrenudo*. (Un entrenudo es la porción de tallo que está entre dos nudos sucesivos.) Cuando la base del coleoptilo alcanza la superficie del suelo, sus extremos se expanden y las primeras hojas de la plúmula comienzan a emerger. Además de la raíz primaria, a través del pericarpo crecen y se curvan hacia el suelo dos o más raíces adventicias, que se desarrollan a partir del nudo cotiledonar.

Independientemente de la forma en que el tallo emerge de la semilla, la actividad de su meristema apical siempre forma una secuencia ordenada de hojas, nudos y entrenudos. Los meristemas apicales, que se desarrollan en las axilas de las hojas (los ángulos superiores entre hojas y tallos), producen brotes axilares, y éstos a su vez pueden formar otros brotes axilares.

El tiempo que transcurre entre la germinación de la semilla y el establecimiento de la plántula como un organismo independiente es la fase más decisiva en la vida de la planta. Durante este período, la planta es muy susceptible a los daños que puedan producirle las diferentes plagas de insectos, y de hongos parásitos, mientras que un déficit hídrico puede llevarla a la muerte rápidamente.

Este tipo de crecimiento de los sistemas radicular y caulinar recibe el nombre de crecimiento vegetativo.

19-8
Sección longitudinal de un grano maduro de maíz (Zea mays). Si se compara con el esquema del grano de maíz de la figura 19-5a, y con las fotografías del grano y del embrión de trigo (Triticum aestivum) de la Figura 19-4, se puede identificar el pericarpo, el endosperma, y las diferentes partes del embrión. El embrión normalmente lleva dos o más raíces adventicias seminales (de semilla). Aunque al principio estas raíces están orientadas hacia arriba, con el crecimiento posterior se acaban dirigiendo hacia abajo.

para la reproducción sexual.

RESUMEN

Las semillas de las plantas con flor están formadas por un embrión, una cubierta seminal y una reserva alimenticia. Cuando está completamente formado, el embrión básicamente se compone de un eje hipocótilo-radícula con uno o dos cotiledones y con un meristema apical caulinar y un meristema apical radicular. Los cotiledones de la mayoría de las dicotiledóneas son carnosos y contienen las reservas alimenticias de la semilla. En otras dicotiledóneas y en la mayoría de las monocotiledóneas los nutrientes se encuentran en el endosperma, y los cotiledones absorben los nutrientes digeridos de este endosperma. Luego los nutrientes digeridos se transportan a las zonas del embrión que están creciendo.

Durante el desarrollo del embrión, en principio el tallo y la raíz de la planta joven forman parte de una estructura continua, iniciada ya en el zigoto. A través de una serie ordenada de divisiones, el embrión se diferencia en un suspensor y en un embrión propiamente dicho, dentro del cual se forman los llamados meristemas primarios: los precursores de la epidermis, el tejido fundamental y los tejidos vasculares. El desarrollo de los cotiledones puede empezar durante la formación de los meristemas primarios o después de ella.

Cuando el embrión se desarrolla la formación de nuevas células va quedando restringida a los meristemas apicales. La germinación de la semilla (reanudación del crecimiento del embrión) depende de factores ambientales externos, incluidos el agua, el oxígeno y la temperatura. Muchas semillas deben pasar por un período de latencia para ser capaces de germinar.

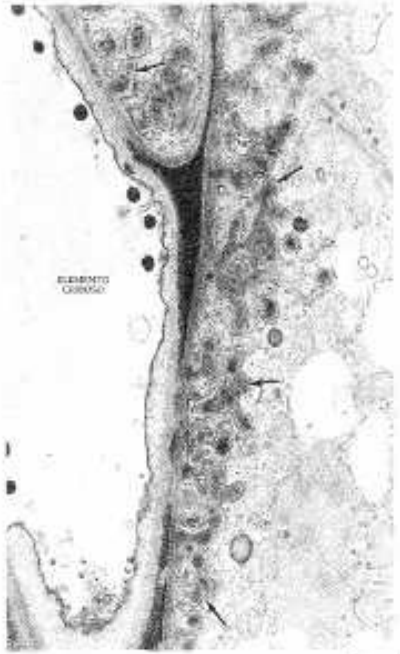
Después de un período de crecimiento vegetativo, uno o más meristemas apicales del tallo se transforman en meristemas apicales reproductivos y desarrollan flores o inflorescencias.

CAPÍTULO 20

tejido meristemático va envejeciendo el tamaño global de las células aumenta; de hecho, el factor más importante implicado en el aumento de tamaño de una zona particular de la raíz, del tallo o de la hoja es el agranda-

dos que se componen de un solo tipo de célula se denominan *tejidos simples*, mientras que aquéllos que se componen de dos o más tipos de células reciben el nombre de *tejidos complejos*. El parénquima, el colén-

Células y tejidos del cuerpo vegetal



20-1
Sección transversal del floema del helecho Platycerium bifurcatum, *mostrando porciones de dos células de transferencia con numerosas imaginaciones (ver flechas) bordeando un elemento cribosa, o célula conductora de nutrientes.*

Después del desarrollo inicial del embrión, la formación de nuevas células, nuevos tejidos y nuevos órganos queda restringida casi enteramente a los meristemas: los tejidos permanentemente jóvenes que juegan un papel central en el crecimiento. Como se explicó en el Capítulo 1, existen dos tipos principales de meristemas: los apicales y los laterales. Los meristemas apicales están principalmente implicados en la extensión del cuerpo vegetal; se encuentran en los extremos de tallos y raíces. Este tipo de crecimiento recibe el nombre de *crecimiento primario*, durante el cual se forman los tejidos primarios. La parte del vegetal formada por estos tejidos recibe el nombre de cuerpo vegetal primario.

Los meristemas laterales, el *cámbium vascular* y el *cámbium suberógeno*, producen los tejidos secundarios, que construyen el cuerpo vegetal secundario. El cámbiun vascular produce xilema secundario y floema secundario; el cambium suberógeno produce mayoritariamente súber o corcho.

Tanto en los meristemas apicales como en los laterales existen algunas células capaces de dividirse repetidamente; después de cada división una de las células hijas permanece en el meristema mientras que la otra pasa al cuerpo vegetal. Las células que se autoperpetúan en el meristema reciben el nombre de células *iniciales*; sus hermanas reciben el nombre de células *derivadas*. Es importante hacer notar que las células derivadas normalmente se dividen una o más veces antes de diferenciarse en un tipo específico de célula. Por consiguiente, el meristema incluye a las células iniciales y a sus derivadas inmediatas.

La división celular no está limitada a los meristemas apicales y laterales. Por ejemplo, la protodermis, el procámbium y el tejido fundamental, que son tejidos parcialmente diferenciados, reciben el nombre de meristemas primarios porque (1) dan lugar a los tejidos primarios y (2) muchas de sus células permanecen en estado meristemático durante algún tiempo antes de diferenciarse en un tipo específico de célula. Exceptuando su formación inicial en el embrión propiamente dicho durante la embriogenia, los meristemas primarios derivan de los meristemas apicales.

El crecimiento del cuerpo vegetal implica tanto división celular como agrandamiento celular. Cuando un

papel importante en la transferencia a corta distancia de solutos. Aunque hace mucho tiempo que se sabía que estas células existían en algunas partes de las plantas, sólo recientemente los botánicos han descubierto

La *diferenciación* –proceso mediante el cual las células que tienen una constitución genética idéntica se diferencian entre ellas y las células meristemáticas que las han originado– a menudo empieza mientras la célula se está agrandando. En la madurez, cuando la diferenciación es completa, algunas células están vivas y otras están muertas. Entre estas células vivas y muertas encontramos muchos tipos diferentes de células. La forma en que células de origen común se transforman en células tan diferentes se considera una de las cuestiones fundamentales de la biología moderna. En el Capítulo 8 (página 128 a 131) y en el Capítulo 24 (página 131) se tratan algunos de los factores implicados en el control de la diferenciación celular.

En el cuerpo vegetal los patrones básicos de los tejidos ya se establecen al principio de la actividad meristemática. La forma de la planta y la organización de sus tejidos están muy influidas tanto por la división celular como por el agrandamiento celular. La adquisición de una forma particular se denomina *morfogénesis* (de *morphe*, que significa "forma", y *genere*, que significa "crear").

LOS SISTEMAS DE TEJIDOS

Hace mucho tiempo que los botánicos reconocieron que los tejidos principales de la planta están organizados en grandes unidades que se encuentran en todas las partes del vegetal. Estos grupos de tejidos se denominan *sistemas de tejidos*, y su presencia en la raíz, en el tallo y en la hoja revela tanto una similitud básica de los órganos de la planta como la continuidad del cuerpo vegetal. Los tres sistemas de tejidos son: (1) el *sistema fundamental*, (2) el *sistema vascular* y (3) el *sistema epidérmico*. Como se ha explicado en el Capítulo 19 los sistemas tisulares se inician durante el desarrollo del embrión, donde están representados por los meristemas primarios –meristema fundamental, procámbium y protodermis, respectivamente.

El sistema tisular fundamental está compuesto por tres tejidos fundamentales: el parénquima, el colénquima y el esclerénquima. El parénquima es con mucho el más abundante de los tejidos fundamentales. El sistema tisular vascular está compuesto por dos tejidos conductores: el xilema y el floema. El sistema tisular epidérmico está representado por la epidermis, la cubierta protectora más externa del cuerpo vegetal, y más tarde por la peridermis en el cuerpo vegetal secundario.

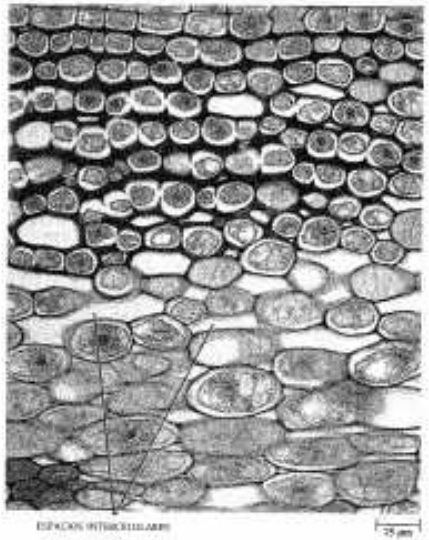
LOS TEJIDOS Y SUS COMPONENTES CELULARES

Los tejidos pueden definirse como grupos de células estructural y/o funcionalmente características. Los teji-

quima y el esclerénquima son tejidos simples; el xilema, el floema y la epidermis son tejidos complejos.

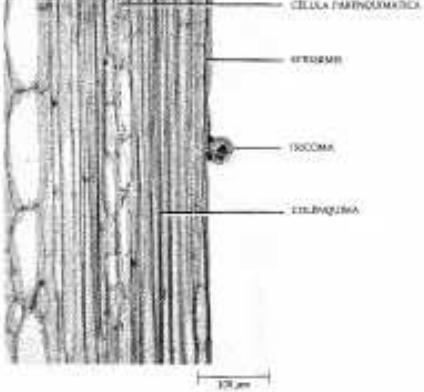
Parénquima

El *tejido parenquimático*, el progenitor de todos los demás tejidos, está compuesto de *células parenquimáticas*. En el cuerpo vegetal primario las células parenquimáticas normalmente se encuentran formando masas continuas en la corteza de los tallos (Figura 20-2) y de las raíces, en la médula de los tallos, en el mesofilo de las hojas (ver Figura 20-23) y en la pulpa de los frutos. Además, las células parenquimáticas forman cordones verticales en los tejidos vasculares primario y secunda-



20-2
Sección transversal de la corteza del tallo de un saúco (Sambucus canadensis), *mostrando células colenquimáticas con paredes desigualmente engrosadas (arriba) y células parenquimáticas (abajo). Las áreas claras entre las células son espacios intercelulares. En algunas células parenquimáticas puede observarse una red de filamentos en las paredes que se ven de frente. Las áreas iluminadas dentro de esta red son campos primarios de las punteaduras aéreas menos gruesas de la pared.*

significa "cola" o "goma", haciendo referencia a sus características paredes gruesas y brillantes en los tejidos nuevos (Figura 20-5). Siendo de naturaleza primaria, las paredes de las células colenquimáticas se exten-



20-3
Sección longitudinal mostrando células colenquimáticas alargadas del tallo de una calabaza (Cucurbita maxima). Un tricoma es un apéndice epidérmico; en la Figura 20-22 de la página 396 se muestran diversos tipos de tricomas.

rio y coedones horizontales, llamados *rádios*, en los tejidos vasculares secundarios (ver Capítulo 23).

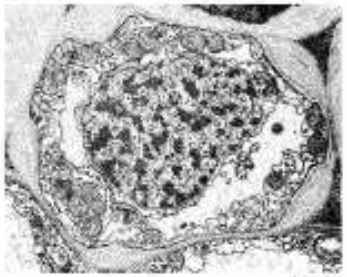
Una de las propiedades que caracteriza a las células parenquimáticas es el hecho de estar vivas. Son capaces de dividirse y, aunque sus paredes normalmente son primarias, algunas células parenquimáticas también pueden tener pared secundaria. Gracias a su capacidad de división las células parenquimáticas que sólo tienen pared primaria juegan un papel muy importante en la regeneración cuando se ha producido alguna herida. Son estas células las que empiezan a formar estructuras adventicias, como las raíces adventicias de los esquejes. Las células parenquimáticas están implicadas en actividades que dependen del protoplasto vivo, tales como la fotosíntesis, el almacenamiento de reservas y la secreción. Además, las células parenquimáticas pueden tener un papel en el movimiento de agua y en el transporte de nutrientes en la planta.

Células de transferencia

Durante los últimos años un tipo especial de células parenquimáticas de pared celular muy invaginada, que a menudo aumentan mucho la superficie de membrana plasmática (ver Figura 20-1), ha sido objeto de una atención especial. Se cree que estas células parenquimáticas, llamadas *células de transferencia*, juegan un que están mucho más extendidas y que probablemente tienen la misma función en todo el cuerpo vegetal. Las células de transferencia se encuentran asociadas al xilema y al floema de las venas secundarias o pequeñas en los cotiledones y en las hojas de muchas dicotiledóneas herbáceas. Las células de transferencia también están asociadas al xilema y al floema de los rastros foliares de los nudos tanto en dicotiledóneas como en monocotiledóneas. Además, se encuentran en varios tejidos de estructuras reproductivas (placenta, saco embrionario, endosperma) y en varias estructuras glandulares (nectarios, glándulas de sal, glándulas de plantas carnívoras). Cada uno de estos lugares es un lugar potencial de intensa transferencia a corta distancia de solutos.

Colénquima

El *tejido colenquimático* está compuesto por *células colenquimáticas* que, al igual que las parenquimáticas, están vivas en la madurez (Figuras 20-2 a 20-5). El tejido colenquimático normalmente se encuentra formando coedones discretos o cilindros continuos por debajo de la epidermis en tallos y peciolos (apéndices foliares). También se encuentra bordeando las venas en las hojas de dicotiledóneas. (Los "hilos" de la superficie externa de los peciolos del apio están compuestos casi enteramente de colénquima.) Las células colenquimáticas típicamente alargadas (Figura 20-3) tienen paredes primarias desigualmente engrosadas y no lignificadas que las hacen especialmente adaptadas para soportar órganos jóvenes en crecimiento (ver la descripción de la pared primaria en la página 34). La palabra *colénquima* deriva del vocablo griego *colla*, que



20-4
Fotografía electrónica de una sección transversal de una célula colenquimática madura de un filamento estaminal de trigo (Triticum aestivum). Nótese el contenido protoplasmático y la pared desigualmente engrosada de esta célula.

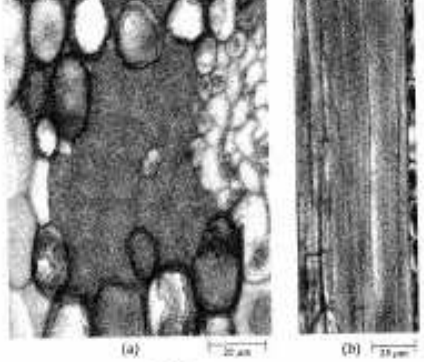
son relativamente cortas en comparación con la mayoría de las fibras. Las esclereidas pueden hallarse solitarias o en agregados por todo el tejido fundamental. Son el componente principal de las cubiertas seminales, de

elongación de la parte de la planta donde se encuentran. Además, como las células colenquimáticas están vivas en la madurez pueden continuar desarrollando paredes gruesas y flexibles mientras el órgano esté en elongación.

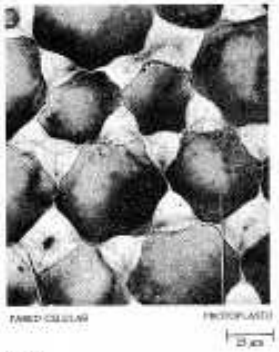
Esclerénquima

El *tejido esclerenquimático* está compuesto por *células esclerenquimáticas*, que pueden desarrollarse en cualquier parte del cuerpo vegetal primario y secundario; normalmente en la madurez carecen de protoplasma. El término *esclerénquima* deriva de la palabra griega *skleros*, que significa "duro", y la característica principal de las células esclerenquimáticas es su pared secundaria gruesa y a menudo lignificada. A causa de estas paredes, las células esclerenquimáticas tienen una función de refuerzo importante, así como de soporte de aquellos elementos de la planta que han dejado de elongarse (ver la descripción de la pared secundaria en la página 34).

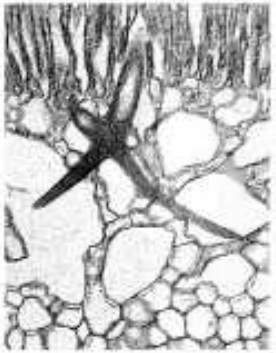
Existen dos tipos de células esclerenquimáticas: las *fibras* y las *esclereidas*. Las fibras generalmente son células largas y delgadas que normalmente se hallan en haces o cordones (Figura 20-6). Las fibras textiles como el cáñamo, el yute y el lino, derivan de tallos de dicotiledóneas. Otras fibras económicamente importantes, como el cáñamo de Manila, se extraen de hojas de monocotiledóneas. Las esclereidas son de forma variable y a menudo ramificadas (Figura 20-7), pero



20-6
Fibras floemáticas primarias del tallo de un tilo americano (Tilia americana), que puede observarse en (a) sección transversal y (b) sección longitudinal. Las paredes secundarias de estas fibras alargadas y de pared gruesa tienen unas punteaduras o alveolos relativamente poco aparentes. En (b) sólo puede observarse una porción de la longitud de estas fibras.



20-5
Sección transversal del tejido colenquimático de un pecíolo de ruibarbo (Rheum rhaponticum). En tejidos maduros como éste las células colenquimáticas de pared desigualmente engrosada tienen una apariencia brillante.

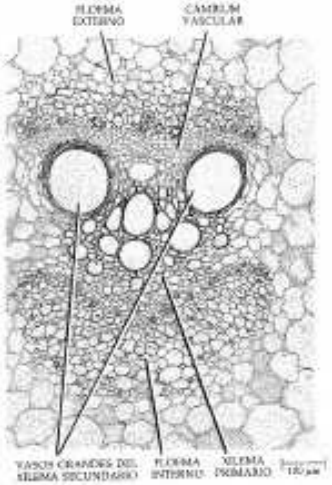


20-7
Esclereida ramificada de la hoja de una ninfea (Nymphaea odorata): puede observarse con (a) luz normal y con (b)

luz polarizada. La pared de esta esclereida contiene numerosos cristales pequeños y angulares.

especial en hallar similitudes entre plantas y animales. Durante su examen del xilema observó que de unos vasos con engrosamientos de la pared dispuestos en espiral se escapaban burbujas de aire. Inmediatamente

20-8
Escleroidas (células pétreas) del tejido carnoso de una pera (Pyrus communis). *Las paredes secundarias tienen punteaduras simples y conspicuas, con muchas ramificaciones. Las punteaduras ramificadas como ésta reciben el nombre de ramiformes. En una pera, durante la formación de los grupos de células pétreas se producen divisiones concéntricas alrededor de las escleroidas que se han formado en primer lugar. Las células nuevas se diferencian en células pétreas y se añaden al grupo.*



20-9
Sección transversal de un haz vascular del tallo de una calabaza (Cucurbita maxima). *Hay floema a ambos lados del xilema, y entre el floema externo y el xilema se desarrolla un cámbium vascular.*

las cáscaras de nuez, del hueso o endocarpo de los frutos de hueso, y dan a las peras su característica textura arenosa (Figura 20-8).

Xilema

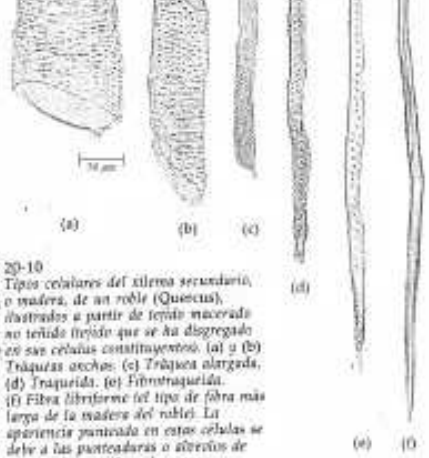
El *xilema* es el principal tejido conductor de agua en las plantas vasculares. También está implicado en la conducción de minerales, en la reserva de nutrientes y en el soporte. Junto al floema, el xilema forma un sistema continuo de tejido vascular que se extiende por todo el cuerpo vegetal (Figura 20-9). El xilema puede tener un origen primario o secundario. El xilema primario deriva del procámbium, mientras que el xilema secundario deriva del cámbium vascular (ver Capítulo 23).

Las células conductoras principales del xilema son los *elementos traqueales*, de los que existen dos tipos, las *traqueidas* y las *tráqueas* o elementos de los vasos. Ambos tipos corresponden a células alargadas con paredes secundarias, que en la madurez carecen de protoplasma, y que pueden tener *punteaduras* o alveolos en sus paredes (Figura 20-10a a d). Además de la presencia de punteaduras, las tráqueas tienen *perforaciones*, que son áreas que carecen tanto de pared primaria como de secundaria; las perforaciones son literalmente orificios en la pared celular. Generalmente las perforaciones se hallan en las paredes terminales, pero también pueden hallarse en las paredes laterales. La parte de la pared que tiene perforaciones recibe el nombre de *placa perforada* (Figura 20-11).

Las tráqueas se unen para formar columnas o tubos continuos llamados *vasos* (Figura 20-12). Las punteaduras de las traqueidas largas y fusiformes se concentran en los extremos adosados de las células. Las traqueidas son el único tipo de célula conductora de agua de la mayoría de las plantas vasculares sin semilla y de las gimnospermas; el xilema de la gran mayoría de las angiospermas tiene tráqueas además de traqueidas.

Estudios comparativos detallados de los elementos traqueales de muchas plantas vasculares han establecido claramente que la traqueida es un tipo de célula más primitivo (menos especializado) que la tráquea (la principal célula conductora de agua del xilema de las angiospermas). Es muy probable que las tráqueas hayan evolucionado de las traqueidas en diferentes grupos de plantas vasculares, incluyendo a las dicotiledóneas y monocotiledóneas (los dos grupos de angiospermas), a los Gnetophyta (las gimnospermas con tráqueas), a algunas especies no relacionadas de helechos, y a algunas especies de *Selaginella* (Lycophyta) y *Equisetum* (Sphenophyta). La evolución de las tráqueas es un ejemplo excelente de evolución convergente, o desarrollo independiente de estructuras similares por parte de organismos no relacionados o poco relacionados evolutivamente (ver el ensayo "Evolución convergente", página 443).

El término *tráquea* data del siglo diecisiete. Lo acuñó el físico italiano Marcello Malpighi, uno de los fundadores de la anatomía vegetal. Malpighi tenía un interés



20-10
Tipos celulares del xilema secundario, o madera, de un roble (Quercus), *ilustrados a partir de tejido macerado no teñido (tejido que se ha disgregado en sus células constituyentes). (a) y (b) Tráqueas anchas. (c) Tráquea alargada. (d) Traqueida. (e) Fibrotraqueida. (f) Fibra libriforme (el tipo de fibra más larga de la madera del roble). La apariencia punteada en estas células se debe a las punteaduras o alveolos de las paredes; en (f) no hay poros.*

influida por la magnitud de la elongación. Si se da poca elongación aparecen elementos alveolados en vez de elementos extensibles. Por otro lado, si se da mucha

20-11
Fotografías electrónicas de barrido de los extremos de paredes perforadas de las tráqueas del xilema secundario. (a) Placa perforada simple, con una sola apertura, situada entre dos tráqueas de tilo americano (Tilia americana). *(b) "Transeúntes de escalera" de una placa perforada escalariforme de entre dos tráqueas de aliso rojo* (Alnus rubra). *En la pared que está por debajo de la placa perforada de (a) pueden observarse punteaduras, y en algunas porciones de la pared de (b) también.*

20-12
Fotografía electrónica de barrido de tráqueas del xilema secundario. Visión externa de parte de tres tráqueas de un roble (Quercus rubra). *Nótese el reborde que se forma entre dos tráqueas.*

CAPÍTULO 20 Células y tejidos del cuerpo vegetal 391

Generalmente se considera que las tráqueas son conductores de agua más eficientes que las traqueidas, porque el agua puede fluir casi sin impedimentos de una tráquea a otra a través de las perforaciones. Cuando el agua fluye por las traqueidas debe pasar a través de las membranas de los pares alveolares (ver páginas 34 y 35). Sin embargo, las membranas alveolares probablemente ofrecen muy poca resistencia al paso del agua, ya que en los estadios finales de diferenciación son parcialmente hidrolizadas, quedando sólo una red de microfibrillas de celulosa altamente permeable.

En el xilema secundario y en el último xilema primario que se forma (metaxilema), las paredes secundarias alveoladas de las traqueidas y de las tráqueas cubren totalmente la pared primaria, excepto en los alveolos y en las perforaciones de las tráqueas (Figura 20-10a a d). Por consiguiente, estas paredes son rígidas y no pueden dilatarse. Durante el período de elongación o de expansión de las raíces, los tallos y las hojas, en la mayoría de los primeros elementos traqueales que se forman en el xilema inicial (protoxilema) la pared secundaria se deposita en forma de anillos o de espiral (Figura 20-13). Tales engrosamientos, que pueden ser anulares (como anillos) o helicoidales (en espiral), hacen posible que dichos elementos se dilaten o se extiendan, aunque frecuentemente se destruyen durante la posterior elongación del órgano. En el xilema primario, la naturaleza del engrosamiento de la pared está muy

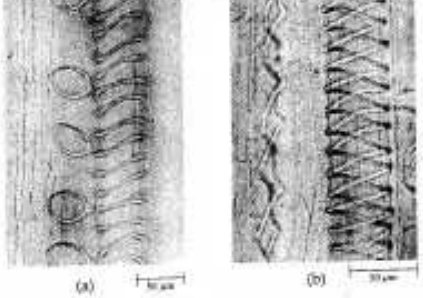
elongación, aparecerán muchos elementos con engrosamientos anulares o helicoidales. La Figura 20-24 ilustra algunos estadios de la diferenciación de una tráquea con engrosamientos helicoidales.

Además de las traqueidas y de las tráqueas, el xilema contiene células parenquimáticas que almacenan varias sustancias. Normalmente las células parenquimáticas del xilema están dispuestas en cordones verticales. En el xilema secundario también se encuentran en radios. También puede haber fibras (Figura 10-10e, f) y esclereidas en el xilema. Muchas fibras del xilema están vivas en la madurez y tienen una doble función de almacenamiento y de soporte.

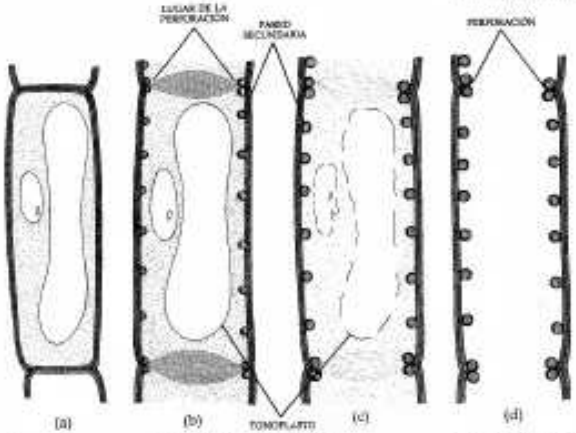
Floema

El *floema* es el principal tejido conductor de nutrientes de las plantas vasculares (Figura 20-9). El floema puede ser de origen primario o secundario y, como ocurre en el xilema primario, el floema primario que se forma en primer lugar (protofloema) frecuentemente se estira y se destruye durante la elongación del órgano.

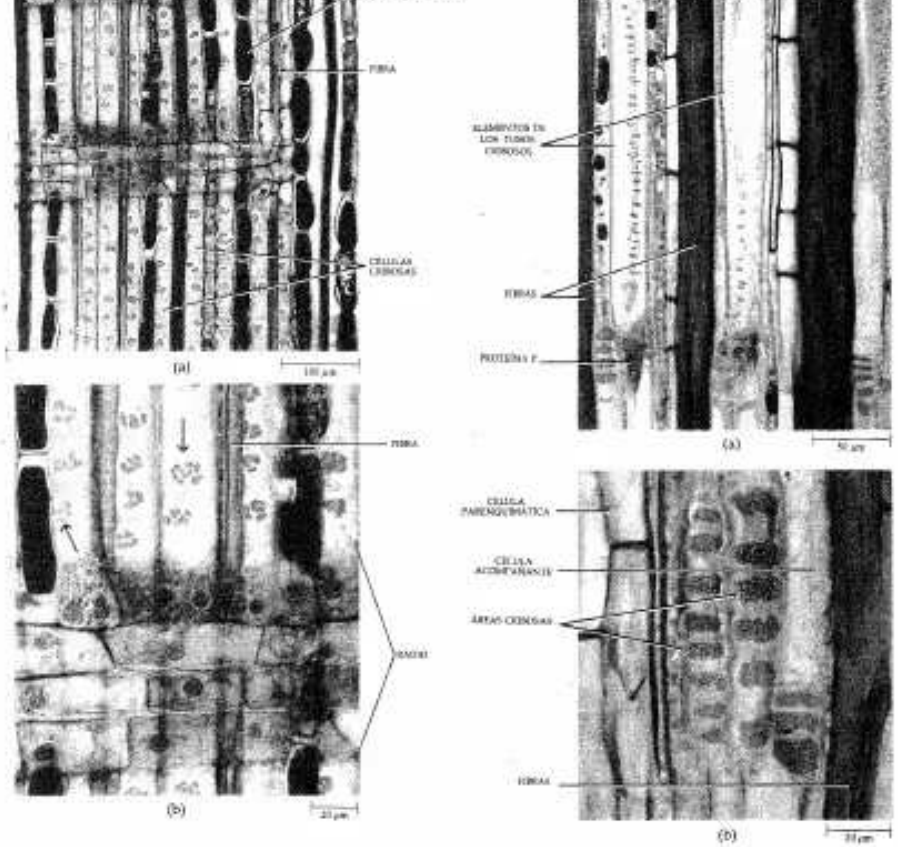
Las principales células conductoras del floema son los *elementos cribosos*, de los que existen dos tipos: las *células cribosas* (Figura 20-15) y los *elementos del tubo criboso* (Figuras 20-16 y 20-17). El término *criboso* se refiere a las agrupaciones de poros, las *áreas cribosas*, por las que queda interconectado el protoplasma de



20-13
Partes de elementos traqueales del primer xilema primario que se forma (protoxilema) en el ricino (Ricinus communis). (a) Engrosamientos anulares (con forma de anillo, en la izquierda) y helicoidales de la pared en elementos parcialmente extendidos. (b) Engrosamientos en doble hélice en elementos que se han extendido. El elemento de la izquierda se ha extendido mucho, y el muelle de las hélices ha quedado más expandido.



20-14
Diagrama que ilustra el desarrollo de una tráquea. (a) Tráquea joven, altamente vacuolada, sin pared secundaria. (b) La célula se ha expandido lateralmente, ha empezado la deposición de pared secundaria y la pared primaria se ha hecho más gruesa en la posición de las perforaciones. (c) La deposición de pared secundaria es completa y la célula está en fase de lisis. El núcleo se deforma, el tonoplasto se rompe y en el lugar de las perforaciones la pared se desintegra parcialmente. (d) La célula ha alcanzado la madurez; carece de protoplasto y está abierta por los dos extremos.



20-15
(a) Visión longitudinal (radial) del floema secundario de un tejo (Taxus canadensis), mostrando células cribosas orientadas verticalmente, cordones de células parenquimáticas y fibras. Atravesando las células verticales pueden observarse partes de dos radios orientados horizontalmente. (b) Detalle de una porción del floema secundario de un tejo que muestra las áreas cribosas, con calosa (teñida de azul) en las paredes de las células cribosas y también células albuminíferas (ver página 394), que aquí constituyen la hilera de células de la parte superior del radio.

20-16
(a) Visión longitudinal (radial) del floema secundario de un tilo (Tilia americana) mostrando los elementos de los tubos cribosos y grupos conspicuos de fibras de pared gruesa. (b) Grupo de placas cribosas de los elementos de los tubos cribosos del tilo. (En grupo de placas cribosas está formado por dos o más áreas cribosas). Cada área criba está formada por poros rodeados de cilindros de calosa, que en esta sección está teñida de azul.

Tabla 20-2 *Resumen de los tipos celulares*

TIPO CELULAR	CARACTERÍSTICAS	LOCALIZACIÓN	FUNCIÓN
Parénquima	Forma: normalmente poliédrica; variable.	Por toda la planta, ya sea en el	Procesos metabólicos

Tabla 20-2 *(Continuación)*

TIPO CELULAR	CARACTERÍSTICAS	LOCALIZACIÓN	FUNCIÓN
Célula cribosa	Forma: alargada y acabada en punta.	Floema.	Principal elemento conductor de nutrientes

	Pared celular: primaria, o primaria y secundaria; puede estar lignificada, suberificada, o cutinizada. Vivas en la madurez.	tejido parenquimático de la corteza, ya sea en la médula o en los radios medulares, o en el xilema y el floema.	como la respiración, la digestión y la fotosíntesis; almacén y conducción; cicatrización de heridas y regeneración.
Colénquima	Forma: alargada. Pared celular: desigualmente engrosada; sólo primaria (no lignificada). Vivas en la madurez.	En la periferia (por debajo de la epidermis) en los tallos jóvenes en elongación; a menudo como un cilindro o sólo en grupos; en fajas a lo largo de las venaciones de algunas hojas.	Soporte en el cuerpo vegetal primario.
Fibras	Forma: generalmente muy alargadas. Pared celular: primaria y secundaria gruesa (a menudo lignificada). A menudo (no siempre) muertas en la madurez.	Algunas veces en la corteza de los tallos, mayoritariamente asociadas al xilema y al floema; en hojas de monocotiledóneas.	Soporte.
Esclereidas	Forma: variable, generalmente más cortas que las fibras. Pared celular: primaria y secundaria gruesa (generalmente lignificada). Pueden estar vivas o muertas en la madurez.	Por toda la planta.	Mecánica: protectora.
Traqueidas	Forma: alargada y acabada en punta. Pared celular: primaria y secundaria; lignificada; contiene punteaduras, pero no perforaciones. Muertas en la madurez.	Xilema.	Principal elemento conductor de agua en gimnospermas y en plantas vasculares sin semilla; también en angiospermas.
Tráqueas	Forma: alargada, generalmente no tanto como las traqueidas. Pared celular: primaria y secundaria; lignificada; contiene punteaduras y perforaciones; alguna traqueidas unidas extremo con extremo forman un vaso. Muertas en la madurez.	Xilema.	Principal elemento conductor de agua en angiospermas.

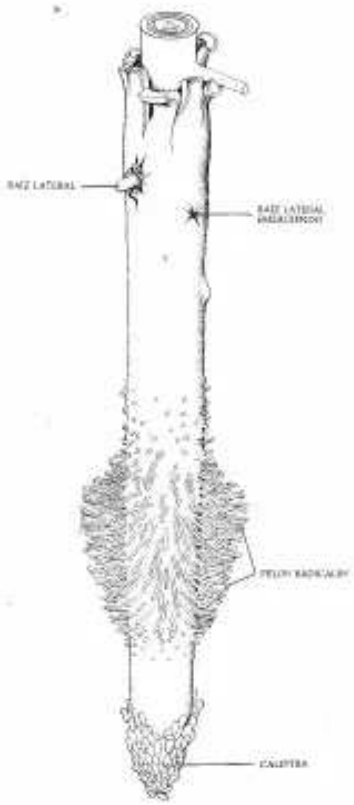
	Pared celular: primaria en la mayoría de especies; con áreas cribosas; calosa a menudo asociada a la pared y a los poros. Vivas en la madurez; en la madurez carecen de núcleo o contienen tan sólo restos nucleares; no hay distinción entre vacuola y citoplasma.		en gimnospermas y en plantas vasculares sin semilla.
Célula albuminífera	Forma: generalmente alargada. Pared celular: primaria. Vivas en la madurez; asociadas a las células cribosas, pero generalmente no derivan de la misma célula madre que la célula cribosa; tiene muchas conexiones con la célula cribosa.	Floema.	Se cree que juegan un papel de movimiento de los nutrientes hacia dentro y hacia fuera de la célula cribosa.
Elemento de los tubos cribosos	Forma: alargada. Pared celular: primaria, con áreas cribosas; áreas cribosas en los extremos de la pared con poros mucho más grandes que los de las paredes laterales (esta parte de la pared se denomina placa cribosa). Calosa a menudo asociada a la pared y a los poros. Vivas en la madurez; carecen de núcleo, o contienen sólo restos de núcleo en la madurez; contienen una sustancia proteica denominada proteína P, en dicotiledóneas y en algunas monocotiledóneas; cuando varios elementos de los tubos cribosos se disponen en series verticales constituyen un tubo criboso.	Floema.	Principal elemento conductor de nutrientes en angiospermas.
Célula acompañante	Forma: variable, generalmente alargada. Pared celular: primaria. Vivas en la madurez; estrechamente asociadas a los elementos de los tubos cribosos; derivan de la misma célula madre que el elemento de los tubos cribosos; tienen numerosas conexiones con el elemento de los tubos cribosos.	Floema.	Se cree que juegan un papel en el movimiento de nutrientes hacia fuera y hacia dentro del elemento de los tubos cribosos.

CAPÍTULO 21

En las monocotiledóneas la raíz primaria tiene por lo general una vida corta y el sistema radical se desarrolla a partir de raíces adventicias que se originan del tallo. Estas raíces adventicias y sus raíces laterales dan lu-

extensión lateral de aproximadamente un metro por todos los lados de la planta. Las raíces de la alfalfa (*Medicago sativa*) pueden extenderse hasta profundidades superiores a los 6 metros.

La Raíz: Estructura primaria y desarrollo



21-1
Porción de una raíz de dicotiledónea que muestra la relación espacial entre la calíptra y la región de los pelos radicales, y (por la parte superior) los lugares por los que emergen las raíces laterales que se forman en el interior de la raíz principal. Los nuevos pelos radicales aparecen justo encima de la región de elongación y aproximadamente a la misma velocidad a la que mueren los pelos viejos.

En la mayoría de las plantas vasculares las raíces constituyen la parte subterránea del esporófito, y están implicadas principalmente en la fijación y la absorción (Figura 21-1). Otras dos funciones asociadas a ellas son el almacenamiento y la conducción. La mayoría de las raíces son órganos importantes de almacenamiento y algunas como las de las zanahoria, la remolacha y la batata, están específicamente adaptadas para el almacenamiento de alimentos. Los alimentos manufacturados por encima del suelo, en las partes fotosintéticas de la planta, se mueven a través del floema hacia los tejidos de almacenamiento de la raíz. Este alimento puede ser usado eventualmente por la propia raíz pero con frecuencia el alimento almacenado es digerido y transportado de nuevo a través del floema hacia las partes aéreas. Las plantas bienales (las que completan su ciclo vital en dos años), como la batata y la zanahoria, acumulan durante el primer año una gran cantidad de reservas en las regiones de almacenamiento de la raíz y luego lo utilizan en el segundo año para producir flores, frutos y semillas. El agua y los iones inorgánicos que absorben las raíces se mueven a través del xilema hacia las partes aéreas de la planta. Además, las hormonas (particularmente citocininas y giberelinas) sintetizadas en las regiones meristemáticas de las raíces son transportadas hacia arriba a través del xilema a las partes aéreas, que dependen de la presencia de algunas de ellas para estimular el crecimiento y el desarrollo (ver Capítulo 24).

SISTEMAS DE RAÍCES

La primera raíz de la planta se origina en el embrión y usualmente recibe el nombre de raíz *primaria*. En las gimnospermas y dicotiledóneas, ésta se convierte en una *raíz axonomorfa* que crece directamente hacia abajo y da origen a ramificaciones, o *raíces laterales*, a lo largo de ella. Las raíces laterales más viejas se localizan cerca del cuello de la raíz (el punto de encuentro entre la raíz y el tallo), mientras que las más jóvenes se encuentran en el extremo de la raíz. Este tipo de sistema radical, que se desarrolla a partir de una raíz principal y sus ramificaciones, recibe el nombre de *sistema de raíz axonomorfa* (Figura 21-2a).

gar a un *sistema de raíz fasciculada* o fibrosa en el que ninguna raíz es mayor que las otras (Figura 21-2b). Los sistemas axonomorfos penetran por lo general más profundamente en el suelo que los sistemas fasciculados. La poca profundidad de los sistemas radicales fasciculados y la tenacidad con que aferran al suelo las hace especialmente convenientes para prevenir la erosión del suelo.

La extensión de un sistema de raíces, esto es, la profundidad con que penetra en el suelo y el desarrollo lateral, depende de diversos factores que incluyen la humedad, la temperatura y la composición del suelo. La mayor parte de las llamadas "raíces nutricias" (raíces activamente ocupadas en la toma de agua y minerales) están situadas en el metro superior del suelo. La mayoría de las raíces nutricias de muchos árboles están situadas en los primeros 15 centímetros de suelo, la parte normalmente más rica en materia orgánica. Algunos árboles, tales como los abetos, las hayas y los álamos, raramente producen raíces axonomorfas profundas, mientras que otros, como los robles y muchos pinos, producen generalmente raíces centrales relativamente profundas, haciendo dificultoso el trasplante de estos árboles. El récord de profundidad de penetración de las raíces pertenece al arbusto mezquite del desierto (*Prosopis juliflora*). Las raíces de un mezquite fueron encontradas creciendo a una profundidad de 53,3 metros en una mina a 30 kilómetros al sudoeste de Tucson, Arizona, en 1960. Las raíces de los árboles *Tamaris* y *Acacia* fueron encontradas en Egipto a una profundidad de 30 metros durante la excavación del Canal de Suez. La extensión lateral de las raíces de los árboles es generalmente mayor que la extensión de sus copas. Los sistemas radicales del maíz (*Zea mays*) a menudo llegan a una profundidad cercana a los 1,5 metros, con una

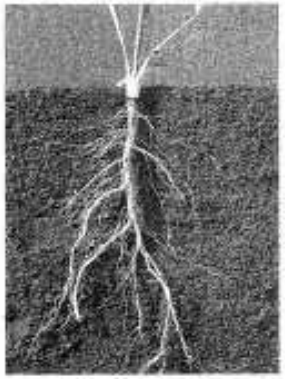
A medida que la planta va creciendo necesita mantener un equilibrio entre la superficie total disponible para la manufactura de alimento (superficie de fotosíntesis) y la superficie disponible para la absorción de agua y minerales. En las plantas jóvenes, es decir, que se acaban de establecer, la superficie de absorción de agua y minerales excede con mucho a la superficie de fotosíntesis. No obstante, esta relación tiende a cambiar en favor de la superficie de fotosíntesis cuando la planta crece, un hecho que los jardineros deben considerar. Incluso cuando la planta es cuidadosamente trasplantada, el equilibrio entre el vástago y la raíz es invariablemente alterado. La mayoría de las delicadas raíces nutricias son dejadas atrás cuando la planta es trasladada desde su suelo; un corte en el retoño ayudará a restablecer el equilibrio entre el sistema radical y el aéreo.

Uno de los estudios más detallados realizados sobre la extensión de los sistemas aéreo y subterráneo de una planta fue realizado sobre una planta de centeno (*Secale cereale*) de 4 meses de edad. La superficie total del sistema de raíces, incluyendo los pelos radicales, media 639 metros cuadrados, o 130 veces la superficie aérea. Lo que es más interesante es el hecho de que las raíces ocupaban solamente un volumen de 6 litros de suelo.

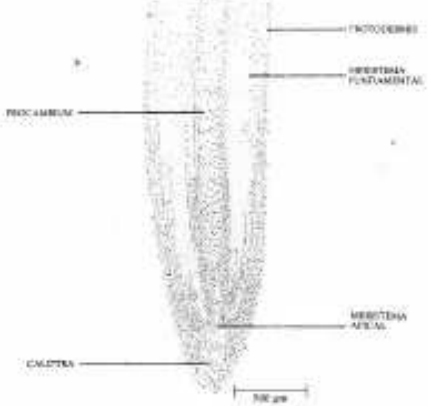
ORIGEN Y CRECIMIENTO DE LOS TEJIDOS PRIMARIOS

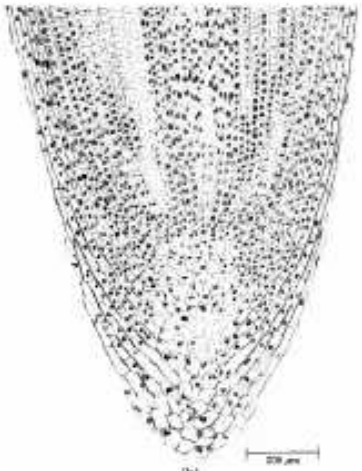
El crecimiento de muchas raíces es aparentemente un proceso continuo que se detiene sólo en condiciones adversas como la sequía y las bajas temperaturas. Durante su crecimiento a través del suelo las raíces siguen el camino que ofrece menor resistencia y frecuentemente siguen los espacios dejados por raíces anteriores que ya han muerto y sufrido el proceso de putrefacción

21-2
Dos tipos de sistemas radicales. (a) Sistema de raíz axonomorfa del diente de león (Taraxacum officinale). (b) Sistema de raíz fasciculada de una gramínea.


(a)

(b)





21-3
Secciones longitudinales del ápice de una raíz de cebolla (Allium cepa).
(a) Se pueden distinguir los meristemas primarios pegados al meristema apical.
(b) Detalle del meristema apical. Comparar la organización de este meristema apical con la del ápice de una raíz de maíz que se muestra en la Figura 21-4.

El extremo de la raíz está cubierto por una *caliptra* (Figuras 21-1, 21-3 y 21-4), una masa de célula en forma de dedal que protege el meristema apical situado detrás de ella y ayuda a la raíz en su penetración por el suelo. A medida que la raíz va creciendo en longitud y la caliptra avanza, las células de la periferia de la caliptra se desprenden. Estas células desprendidas forman una envoltura mucilaginosa alrededor de la raíz y lubrica su paso a través del suelo. Tan rápidamente como las células de la caliptra se desprenden, el meristema apical agrega nuevas células. La longevidad de las células de la caliptra (desde su inicio hasta su desprendimiento) oscila entre cuatro y nueve días, dependiendo de la longitud de la caliptra y de la especie.

La sustancia mucilaginosa de la caliptra es un polisacárido altamente hidratado, probablemente una sustancia péctica segregada por las células externas de la caliptra. Dicha sustancia se acumula en las vesículas de los dictiosomas, que se unen a la membrana plasmática y luego la liberan dentro de la pared. Finalmente pasa al exterior, donde forma pequeñas gotas.

Además de proteger el meristema apical y de ayudar a la raíz en su penetración a través del suelo, la caliptra desempeña un papel importante en el control de la respuesta de la raíz a la gravedad (geotropismo, o gravitropismo; ver Capítulo 25).

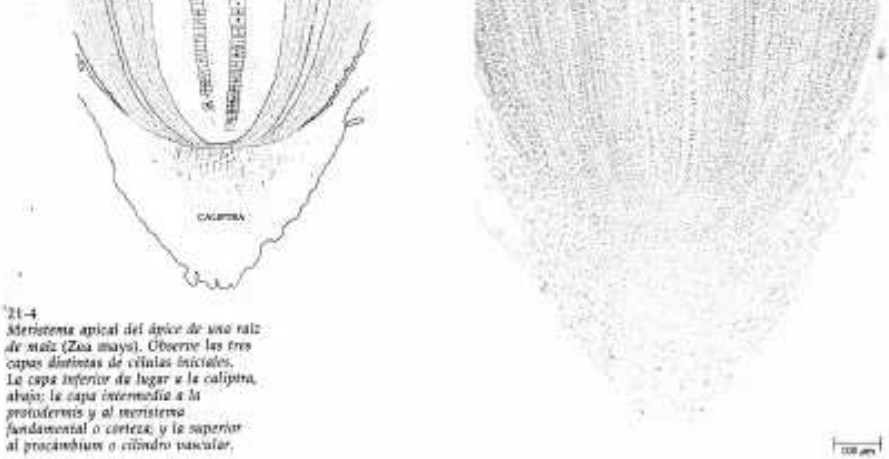
Regiones de crecimiento de la raíz

Aparte la caliptra, la característica estructural más notable del ápice radical es la disposición de las hileras longitudinales de células que nacen del meristema apical. El meristema apical está compuesto por células relativamente pequeñas (de 10 a 20 micrómetros de diámetro), con múltiples caras –las iniciales y sus derivadas inmediatas (página 384)– con citoplasma denso y grandes núcleos (Figuras 21-3 y 21-4). La organización y el número de las células iniciales de los meristemas apicales de las raíces son bastante variables.

En las raíces de las fanerógamas se pueden encontrar dos tipos principales de organización apical. En uno, la caliptra, el haz vascular del xilema y el floema, y la corteza emergen de un grupo común de células en el meristema apical (Figura 21-3). En el otro, el origen de cada región se puede atribuir a una capa de células independiente (Figura 21-4). En el segundo tipo de organización la epidermis tiene un origen común ya sea con la caliptra o la corteza.

Aunque la región de las células iniciales del meristema apical de la raíz fue considerada una región de división celular activa, estudios realizados sobre los meristemas apicales de muchas raíces indican que dicha región es relativamente inactiva y que en su mayoría la división celular ocurre a poca distancia de las células iniciales en reposo. La región relativamente inactiva del meristema apical se denomina *centro de reposo* (Figura 21-5).

Tal y como indica el término "relativamente", dicho



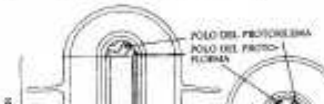
21-4
Meristema apical del ápice de una raíz de maíz (Zea mays). Observe las tres capas distintas de células iniciales. La capa inferior da lugar a la caliptra, abajo; la capa intermedia a la protodermis y al meristema fundamental o corteza; y la superior al procambium o cilindro vascular.

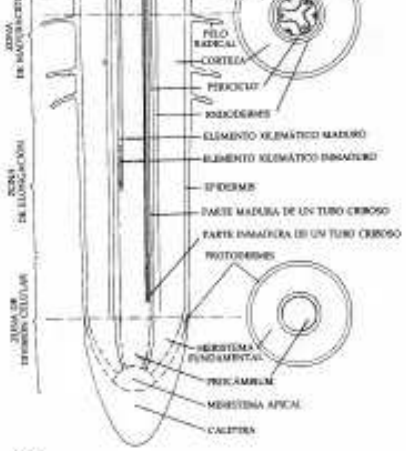
21-5
Meristema apical del ápice de una raíz de maíz (Zea mays), mostrando el centro de reposo. Para preparar esta autorradiografía, el ápice de la raíz fue nutrido durante un día con timina marcada con tritio radiactivo (^3H). En las células de división rápida situadas alrededor del centro de reposo (dentro de la línea discontinua) el material radiactivo fue rápidamente incorporado al interior del DNA nuclear y dejó sus marcas (los granos oscuros) en esta autorradiografía.

centro no está totalmente exento de divisiones en condiciones normales. Por otra parte, el centro de reposo es capaz de repoblar las regiones meristemáticas adyacentes cuando se ven dañadas. En un estudio reciente, por ejemplo, los centros de reposo aislados del maíz (*Zea mays*) cultivados en medios estériles eran capaces de formar raíces enteras sin necesidad de formar ningún tejido calloso o lesionado. En otro estudio de las raíces del maíz, se halló una sorprendente correlación entre el tamaño del centro de reposo y la complejidad del modelo vascular primario de la raíz. Éstos y otros estudios indican que el centro de reposo desempeña un papel esencial en la organización y el desarrollo de la raíz.

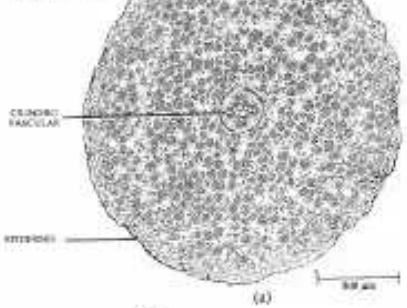
El espacio situado por detrás del meristema apical donde tiene lugar la mayor parte de la división celular varía de unas especies a otras y también dentro de las mismas especies, dependiendo de la edad de la raíz. El meristema apical y la porción cercana de la raíz donde se produce la división celular forman lo que se denomina *zona de división celular* (Figura 21-6).

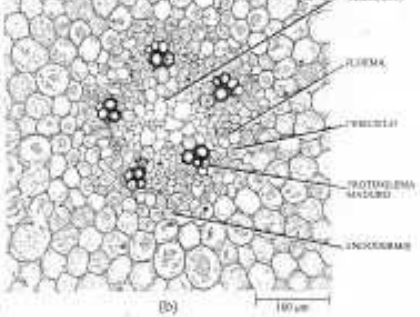
Detrás de la zona de división celular, pero no claramente separada de ésta, se encuentra la *zona de elongación* que normalmente sólo mide unos pocos milímetros de longitud (Figura 21-6). El alargamiento de las células en dicha región es el responsable de la mayor parte del crecimiento en longitud de la raíz. Por detrás de esta zona la raíz no incrementa su longitud. Así, el crecimiento longitudinal de la raíz tiene lugar cerca de su extremo y da como resultado que una porción muy limitada de ella sea constantemente empujada a través del suelo.

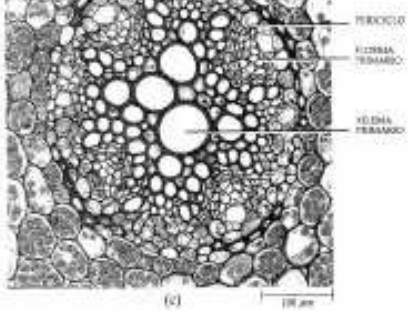




21-6
Diagrama que ilustra las primeras etapas en el desarrollo primario del ápice de una raíz. (Comparar esta figura con la Figura 21-1.)







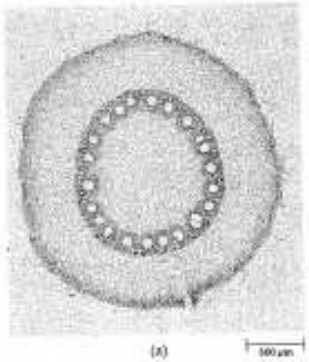
21-7
Secciones transversales de la raíz de un botón de oro (Ranunculus). (a) Visión de conjunto de la raíz madura. (b) Detalle del cilindro vascular inmaduro. Observe los espacios intercelulares entre las células corticales. (c) Detalle del cilindro vascular inmaduro. Observe el gran número de granos de almidón en las células corticales.

21-8
Secciones transversales de una raíz de maíz (Zea mays). (a) Visión de conjunto de la raíz madura. Se puede ver parte de una raíz lateral en la parte inferior derecha. El cilindro vascular con su médula es muy notable. (b) Detalle del cilindro vascular inmaduro. (c) Detalle del cilindro vascular maduro.

A la zona de elongación le sigue la *zona de maduración*, en donde maduran la mayoría de las células de los tejidos primarios (Figura 21-6). Los pelos radicales también se producen en esta zona, por lo que algunas veces a esta parte de la raíz se la denomina zona de los pelos radicales (ver Figura 21-1).

Es importante subrayar que hay una transición gradual de una zona de la raíz a otra. Las zonas no están claramente diferenciadas unas de otras. Algunas células empiezan a alargarse y diferenciar en la zona de división celular, mientras que otras alcanzan su madurez en la zona de elongación. Por ejemplo, los primeros elementos que se forman del floema y del xilema maduran en la zona de elongación y a menudo son extendidos y destruidos durante el alargamiento de la raíz.

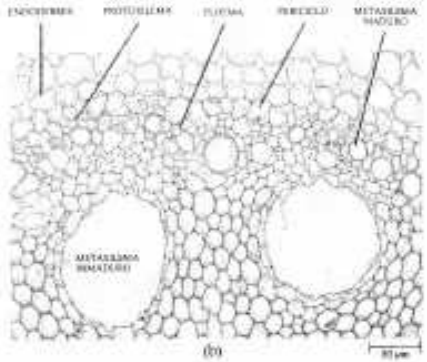
En las proximidades del meristema apical se pueden distinguir la protodermis, el procámbium y el meristema fundamental (Figuras 21-3 y 21-6). Estos son los meristemas primarios que se diferencian en la epidermis, los tejidos vasculares primarios, y la corteza, respectivamente (Capítulo 19).

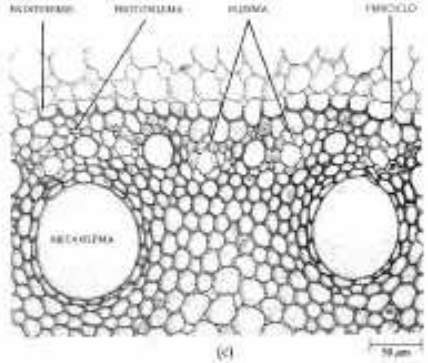


ESTRUCTURA PRIMARIA

Comparada con la del tallo, la estructura interna de la raíz es relativamente simple. Esto se debe en gran parte a la ausencia de hojas en la raíz y a la correspondiente ausencia de nudos y entrenudos. De esta manera, la disposición de los tejidos muestra muy pocas diferencias de un nivel de la raíz a otro.

Los tres sistemas de tejidos de la raíz en la primera etapa de crecimiento pueden distinguirse fácilmente tanto en la sección transversal (Figuras 21-7 y 21-8) como en la longitudinal (Figura 21-3). La epidermis (sistema de tejido epidérmico), la corteza (sistema de tejido fundamental), y los tejidos vasculares (sistema de tejido vascular) pueden ser claramente distinguidos entre sí. En la mayoría de las raíces los tejidos vasculares forman un cilindro sólido (Figura 21-7), pero en algunas forman un cilindro vacío alrededor de la médula (Figura 21-8).





Epidermis

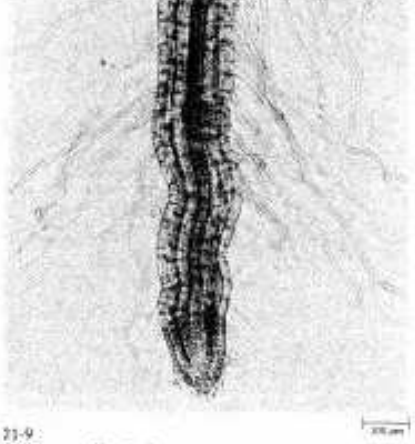
La epidermis de las raíces jóvenes absorbe agua y minerales. Tal función viene facilitada por los *pelos radicales*, que son extensiones tubulares de las células epidérmicas que aumentan grandemente la superficie de absorción de la raíz (Figura 21-9). (Ver las páginas 224-226 del Capítulo 13 para una discusión del papel de las micorrizas en la absorción). Como parte del estudio previamente mencionado de una planta de centeno de cuatro meses de edad, se estimó que la planta contenía aproximadamente 14 mil millones de pelos radicales, con una superficie de absorción de 401 metros cuadrados. Colocados uno detrás de otro,

quedarán en el suelo y la planta probablemente no sobrevivirá.

Las células epidérmicas de la raíz, incluyendo aquellas con pelos radicales, son células parenquimáticas

cas con los protoplastos de las células vecinas de la corteza y del cilindro vascular.

La eficacia de la banda de Casparyo como una barrera al movimiento de sustancias a través de las paredes de la



21-9
Raíz de una plántula de gramínea (Agrostis tenuis), mostrando los pelos radicales. Los pelos radicales pueden llegar a tener hasta 1,3 centímetros de longitud y pueden alcanzar su tamaño completo en horas. Cada pelo tiene una vida relativamente corta, pero la formación de nuevos pelos y la muerte de los viejos continúa siempre que la raíz esté en crecimiento.

estos pelos radicales tendrían una extensión de más de 10 000 kilómetros.

Los pelos radicales tienen una vida relativamente corta y están confinados en su mayoría en la zona de maduración de la raíz. La producción de nuevos pelos radicales tiene lugar justo detrás de la zona de elongación (Figuras 21-1 y 21-6) y aproximadamente a la misma velocidad con que los viejos pelos radicales mueren al final de la zona de pelos radicales. A la vez que el extremo de la raíz penetra el suelo, nuevos pelos radicales se desarrollan tras él, proveyendo a la raíz con superficies capaces de absorber nuevos suministros de agua y minerales, o iones inorgánicos. (Ver Capítulo 27 para una discusión sobre la absorción de agua y iones inorgánicos por las raíces.) Obviamente, las raíces nuevas y en crecimiento –las raíces nutricias– son las que están mayormente implicadas en la absorción de agua y minerales. Por esta razón, los jardineros deben poner mucho cuidado en trasladar tanto suelo como sea posible junto con el sistema de raíces cuando trasplantan una planta. Si la planta es simplemente desgarrada del suelo, la mayoría de las raíces nutricias estrechamente dispuestas. En las partes jóvenes de la raíz la epidermis tiene a lo sumo una fina cutícula; por consiguiente, la pared celular ofrece una pequeña resistencia al paso de agua y minerales al interior de la raíz. Además, la superficie de muchas raíces está cubierta por una envoltura viscosa, o *mucígel*, que permite a las raíces establecer un contacto más íntimo con las partículas del suelo. El origen exacto del mucígel no ha sido aún determinado, pero se ha sugerido que lo forma la caliptra de la raíz, al menos en parte. Se ha demostrado que el mucígel proporciona un ambiente favorable a las bacterias beneficiosas. Puede también influir en la disponibilidad de iones para la raíz, además de proporcionarle una protección a corto plazo contra la sequedad (desecación).

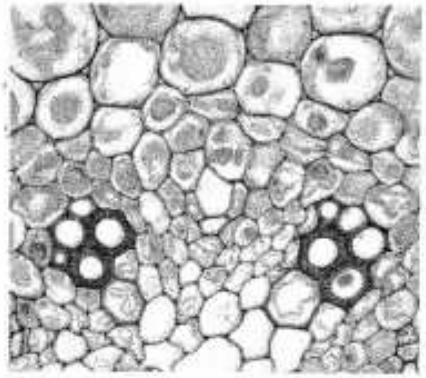
Corteza

Tal como se observa en sección transversal (Figura 21-7a), la corteza ocupa con mucho el área más grande del cuerpo primario de la mayoría de las raíces. Las células de la corteza almacenan almidón y otras sustancias pero suelen carecer de cloroplastos. Las raíces que experimentan un gran crecimiento secundario, como las de las gimnospermas y la mayoría de las dicotiledóneas, dejan caer pronto su corteza. En tales raíces las células corticales permanecen parenquimáticas. Por el contrario, las raíces de las monocotiledóneas retienen la corteza a lo largo de toda su vida, y muchas de las células corticales desarrollan paredes secundarias que llegan a lignificarse.

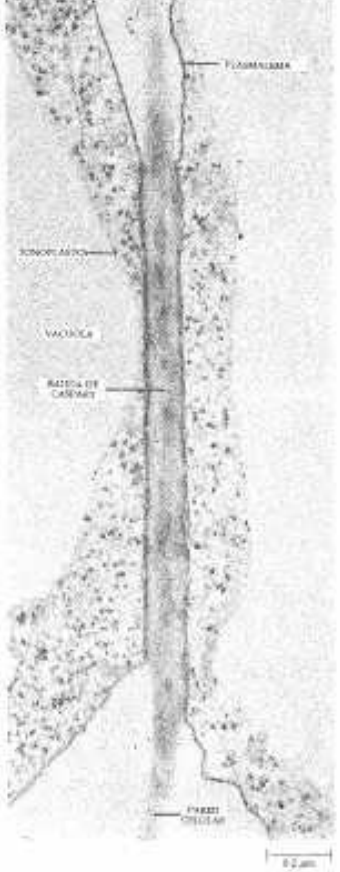
Sin tener en cuenta el grado de diferenciación, el tejido cortical contiene numerosos espacios intercelulares –espacios aeríferos esenciales para la aireación de las células de la raíz (ver Figuras 21-7 y 21-8). Las células corticales tienen numerosos contactos entre sí, y sus protoplastos están conectados por plasmodesmos. De este modo, las sustancias que se mueven a través de la corteza pueden hacerlo de célula a célula mediante los protoplastos y plasmodesmos o mediante las paredes celulares.

A diferencia del resto de la corteza, la capa más interna es compacta y carece de espacios aeríferos. Dicha capa, la *endodermis* (Figuras 21-7 y 21-8), se caracteriza por la presencia de las *bandas de Caspary* en sus paredes anticlinales (las paredes perpendiculares a la superficie de la raíz). La banda de Caspary es una porción de la pared primaria en forma de tira que está impregnada de una sustancia grasa llamada suberina y que algunas veces está lignificada. Los protoplastos de las células endodérmicas están fuertemente adheridos a las bandas de Caspary (Figuras 21-10 y 21-11). Considerando que la endodermis es compacta y las bandas de Caspary son impermeables al agua, todas las sustancias que entran y salen del cilindro vascular tienen que hacerlo por los protoplastos de las células endodérmicas. Esto se puede llevar a cabo bien cruzando sus membranas plasmáticas bien por medio de los numerosos plasmodesmos que conectan las células endodérmi-

la endodermis ha sido demostrada en las raíces de maíz (*Zea mays*) que habían absorbido el elemento lantano, un ion cargado positivamente que no puede penetrar en las membranas celulares. Cuando las raíces fueron examinadas con el microscopio electrónico, el lantano solamente fue encontrado en las paredes celulares de la corteza; su avance a través de la raíz fue abruptamente detenido por la banda de Caspary. (Ver Capítulo 27 para una completa discusión del papel de la endodermis en el movimiento del agua y los solutos a través de la raíz.)



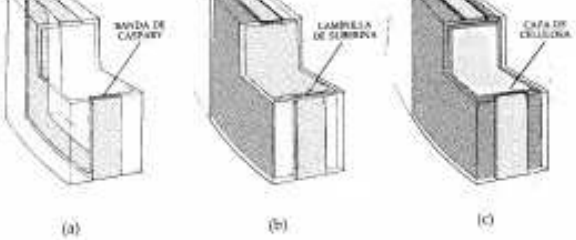
21-10
Visión muy aumentada de una porción de la raíz inmadura del botón de oro (Ranunculus) que muestra las bandas de Caspary en las células endodérmicas. Observe que los protoplastos plasmolisados de las células endodérmicas se adhieren a las bandas.



21-11
Sección transversal de una pared radial entre dos células endodérmicas. La región de la banda de Caspary está más intensamente coloreada que el resto de la pared. Observe cómo la membrana plasmática se adhiere firmemente a la pared en la región de la banda de Caspary en cada una de las células plasmolisadas.

21-12
Diagramas tridimensionales que muestran las tres etapas de desarrollo de una célula endodérmica a partir de

una raíz que permanece en el estado primario. (a) Inicialmente, la célula endodérmica se caracteriza por la presencia de una banda de Caspary en sus paredes anticlinales. (b) Luego una laminilla de suberina se deposita sobre todas las superficies internas de la pared. (c) Finalmente, la laminilla de suberina se recubre de una espesa capa, a menudo lignificada de celulosa.



Tal y como se ha mencionado anteriormente, en las raíces que experimentan un crecimiento secundario la corteza y su endodermis se desprenden con prontitud. En las raíces que retienen la corteza, una laminilla de suberina, que consiste en capas alternas de suberina y cera, se deposita eventualmente en las superficies internas de las paredes celulares de la endodermis. Esto viene seguido por la deposición de celulosa, que puede lignificarse (Figura 21-12). Los cambios en la endodermis empiezan en frente de los cordones floemáticos y se extienden hacia el protoxilema (Figura 21-7a). Enfrente del protoxilema, algunas de las células endodérmicas pueden permanecer con sus paredes delgadas y retienen sus bandas de Caspary por un largo periodo de tiempo. Tales células se denominan *células de paso*, o células permeables, y en la mayoría de las especies finalmente se suberizan. En las coníferas la modificación de la pared de las células endodérmicas acaba con la deposición de las laminillas de suberina (Figura 21-13).

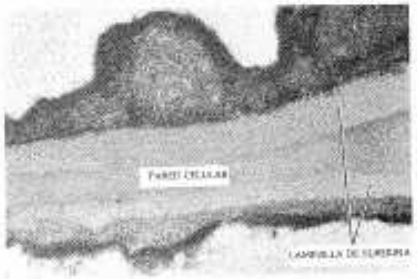
Cilindro vascular

El cilindro vascular de la raíz consta de tejidos vasculares rodeados completamente por una o más capas de células, el *periciclo*, (Figuras 21-7 y 21-8). En la raíz joven el periciclo está compuesto por células parenquimáticas con paredes primarias pero, a medida que la raíz envejece, dichas células pueden desarrollar paredes secundarias (Figura 21-8).

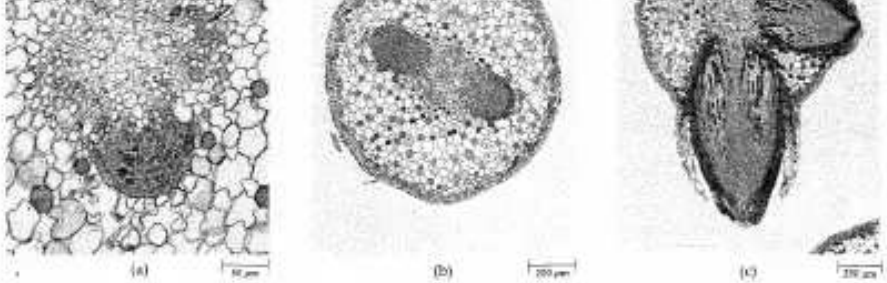
El periciclo desempeña varios papeles importantes. En la mayoría de las plantas fanerógamas las raíces laterales se originan en el periciclo. En aquellas plantas que experimentan un crecimiento secundario, el periciclo contribuye al cámbium vascular y generalmente origina el primer cámbium suberógeno. A menudo el periciclo se multiplica, es decir, produce más periciclo.

El centro del cilindro vascular de la mayoría de las raíces está ocupado por un núcleo sólido de xilema primario desde el que se extienden unas proyecciones en forma de cresta hacia el periciclo (Figura 21-7). Situados entre las crestas de xilema se encuentran los cordones de floema primario. Obviamente, el cilindro vascular de la raíz es una protostela.

El número de crestas del xilema primario varía de una especie a otra, e incluso algunas veces a lo largo del eje de una misma raíz. Si la raíz presenta dos crestas, se denomina *diarca*; si presenta tres crestas, *triarca*; cuatro, *tetrarca* (Figura 21-7a, c); y si presenta muchas crestas, *poliarca* (Figura 21-8). Los primeros elementos del (*proto-*) xilema que maduran en las raíces están localizados al lado del periciclo, y los extremos de las crestas se denominan generalmente *polos del protoxilema* (Figuras 21-7 y 21-8). El metaxilema (*meta-*, significa "después") ocupa la parte interior de las crestas y el centro del cilindro vascular y madura después del protoxilema. Las raíces de algunas monocotiledóneas (por ejemplo, el maíz) poseen una médula (Figura 21-8), que algunos botánicos interpretan como un tejido vascular en potencia.



21-13
Micrografía electrónica que muestra la laminilla de suberina en las paredes entre dos células endodérmicas de una raíz de pino rojo (Pinus resinosa). Observe la alternancia de bandas oscuras y claras, lo que se interpreta que están compuestas de cera y suberina, respectivamente.



21-14
Tres etapas en el origen de las raíces laterales en un sauce (Salix). (a) Se puede observar un primordio radical (abajo) y otros dos que se están desarrollando en la región del periciclo (ver flechas). El cilindro vascular es aún muy joven. (b) Dos primordios radicales penetrando en la corteza. (c) Una raíz lateral ya se extiende hacia el exterior, y la vera está iniciando su salida.

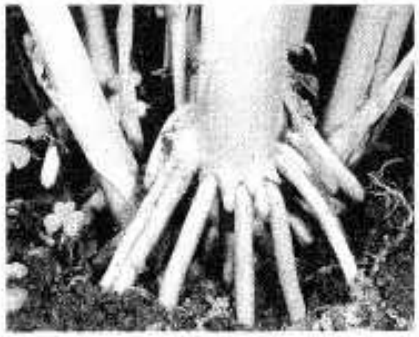
ORIGEN DE LAS RAÍCES LATERALES

En la mayoría de las plantas fanerógamas, las raíces laterales (raíces ramales) se originan en el periciclo. Debido a que las raíces laterales tienen su origen muy adentro de la raíz principal, se las denomina endógenas, lo que significa que "se originan dentro de un órgano" (Figuras 21-1 y 21-14).

Las divisiones en el periciclo que inician las raíces laterales ocurren un poco más allá de la zona de elongación en tejidos radicales parcial o totalmente diferenciados. En las raíces de las angiospermas, células derivadas del periciclo y la endodermis contribuyen comúnmente al nuevo primordio radical, aunque en muchos casos las derivadas de la endodermis tienen una vida corta. Conforme la raíz lateral joven, o *primordio radical*, aumenta su tamaño, ésta abre su camino a través de la corteza (Figura 21-14c), posiblemente segregando enzimas que digieren algunas de las células corticales situadas en su trayectoria. Cuando es muy joven, el primordio radical desarrolla una calíptra y un meristema apical, y aparecen los meristemas primarios. Inicialmente los cilindros vasculares de la raíz lateral y la raíz principal no están conectados entre sí. Los dos cilindros vasculares se unen después, cuando células derivadas del parénquima que los separan se diferencian en xilema y floema.

RAÍCES AÉREAS

Las raíces aéreas o epígeas son raíces adventicias producidas a partir de estructuras aéreas. Las raíces aéreas de algunas plantas sirven como *raíces fúlcreas* para el soporte, como en el maíz (Figura 21-15b). Cuando dichas raíces entran en contacto con el suelo se ramifican y contribuyen también en la absorción de agua y de minerales. Las raíces fúlcreas se producen de los



21-15
Raíces fúlcreas del maíz (Zea mays), un tipo de raíz adventicia.

tallos y las ramas de muchos árboles tropicales, como el mangle rojo (*Rizophora mangle*), el árbol "banyan" (*Ficus benghalensis*), y algunas palmeras. Otras raíces aéreas, como las de la hiedra (*Hedera helix*), se aferran a la superficie de objetos como paredes suministrando recolectan desperdicios y agua de lluvia (Figura 21-18). En tales recipientes viven colonias de hormigas que aumentan el suministro de nitrógeno de la planta. Las raíces, formadas en el nudo que se encuentra por encima de la hoja modificada, crecen en sentido descen-

21-18
La epífita (Dischidia rafflesiana), o "planta con maceta". (a) Una hoja modificada, o "maceta", que recoge materia orgánica y agua de lluvia. (b) Hoja modificada abierta mediante un

soporte al tallo que trepa.

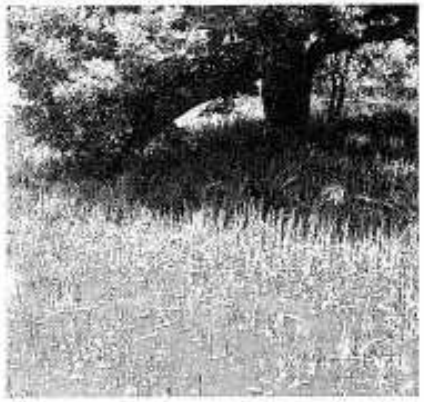
Las raíces requieren oxígeno para la respiración, esto hace que la mayoría de las plantas no puedan vivir en suelos sin un drenaje adecuado y que por consiguiente falten espacios de aire. Algunos árboles que crecen en hábitats pantanosos desarrollan raíces que crecen fuera del agua y sirven no sólo para fijar la planta, sino también para airearla. Por ejemplo, el sistema radical del mangle negro (*Avicennia germinans*) desarrolla extensiones con geotropismo negativo llamadas *pneumatóforos* (raíces aéreas), que crecen hacia arriba saliendo del lodo y así suministran una adecuada aireación (Figura 21-16). A las "rodillas" del ciprés de los pantanos (*Taxodium distichum*; Figura 18-27, página 348) se les ha atribuido una función similar, pero esta idea está actualmente en duda.

Adaptaciones especiales

Se conocen muchas adaptaciones especiales entre las epífitas (plantas que crecen sobre otras plantas pero que no las parasitan). La epidermis de la raíz de las orquídeas, por ejemplo, tiene varias capas de espesor (Figura 21-17) y, en algunas especies, es el único órgano fotosintético de la planta. Esta epidermis múltiple, llamada velamen, suministra protección mecánica a la corteza, y además reduce, la pérdida de agua. El velamen puede también contribuir a la absorción de agua.

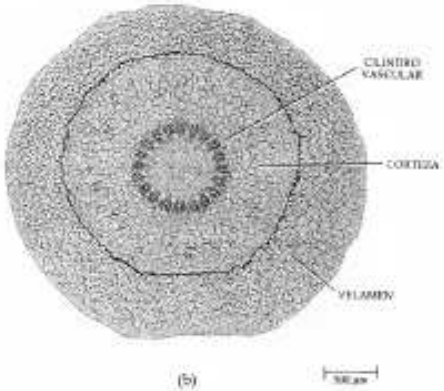
Entre las epífitas, *Dischidia rafflesiana* ("la planta con maceta"), presenta una modificación muy poco usual. Algunas de sus hojas forman estructuras aplanadas y suculentas, pero otras forman recipientes vacíos que

dente y hacia el interior de la maceta, desde donde absorben agua y minerales.



21-16
Pneumatóforos (raíces aéreas) del mangle blanco (Laguncularia racemosa) *sobresaliendo del lodo cerca de la base de un árbol.*

(a)



(b)

21-17
(a) *Raíces aéreas de una orquídea* (Oncidium sphacelatum). (b) *Sección transversal de una raíz de orquídea, mostrando la epidermis múltiple, o velamen.*

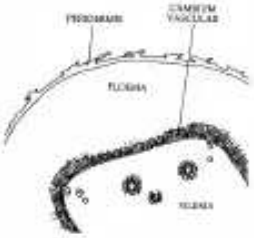
(a) (b)

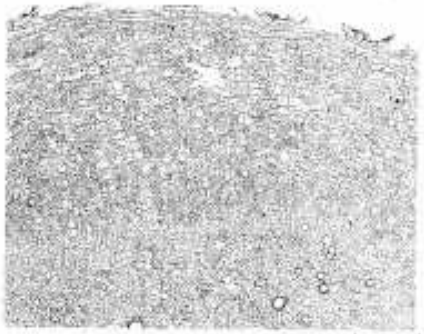
corte para mostrar las raíces que crecen hacia su interior.

ADAPTACIONES PARA EL ALMACENAMIENTO DE ALIMENTO

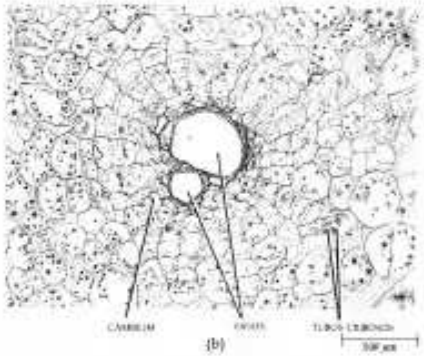
La mayoría de las raíces son órganos de almacenamiento, y en algunas plantas éstas están especializadas para dicha función. Tales raíces son suculentas debido a una abundancia de parénquima de almacenamiento, en el que penetra el tejido vascular. El desarrollo de algunas raíces de almacenamiento, como las de la zanahoria (*Daucus carota*), es esencialmente similar al de las raíces no suculentas, exceptuando un predominio de células parenquimáticas en su floema y xilema secundario. La raíz de la batata (*Ipomoea batatas*) se desarrolla de una manera similar a la de la zanahoria; sin embargo, en la batata las células adicionales del cámbium vascular se desarrollan dentro del xilema secundario en torno a los vasos individuales o grupos de vasos (Figura 21-19). Estos cámbium adicionales, si bien producen unos cuantos elementos traqueales cerca

21-19
Secciones transversales de la raíz de una batata (Ipomoea batatas). (a) *Visión de conjunto.* (b) *Detalle del xilema mostrando el cámbium alrededor de los vasos.*



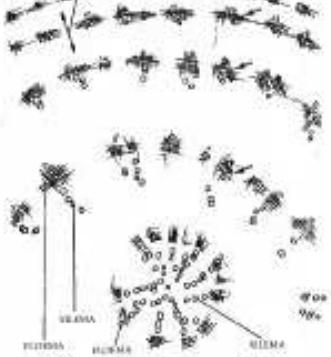


(a)



(b)

CAPÍTULO 22



21-20
Sección transversal de una raíz de remolacha (Beta vulgaris), *con cámbium supernumerario indicado por flechas. El cámbium original produce relativamente poco xilema y floema (en el centro de la raíz).*

de los vasos y algunos tubos cribosos lejos de ellos, esencialmente producen células parenquimáticas de almacenamiento en ambas direcciones. En la remolacha (*Beta vulgaris*), por ejemplo, la mayor parte del crecimiento en grosor de la raíz es consecuencia del desarrollo del cámbium adicional (cámbium supernumerario) alrededor del cámbium vascular original (Figura 21-10). Estas capas concéntricas de cámbium, que superficialmente se asemejan al crecimiento anular en las raíces y tallos leñosos, producen xilema y floema hacia el interior y el exterior, respectivamente, ambos dominados por parénquima. La porción superior de la mayoría de las raíces suculentas se desarrolla a partir del hipocótilo.

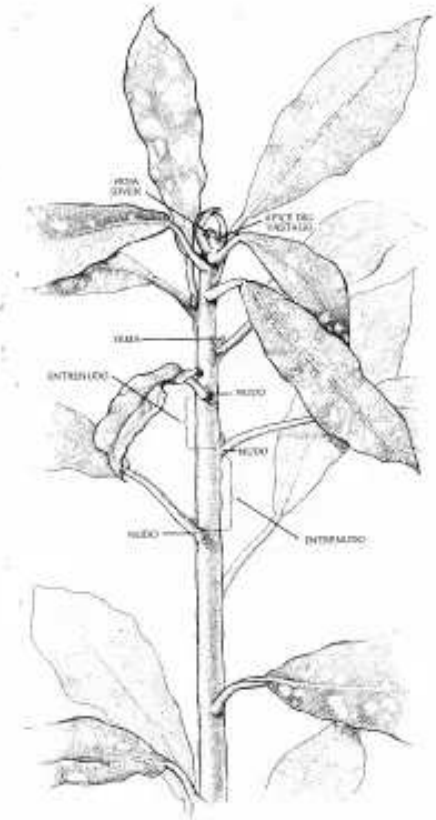
RESUMEN

Las raíces son órganos especializados para la fijación, absorción, almacenamiento y conducción. Comúnmente las gimnospermas y dicotiledóneas producen sistemas de raíz axonomorfa mientras que las monocotiledóneas usualmente producen sistemas de raíz fasciculada. La extensión del sistema radical depende de diversos factores, pero la mayoría de las raíces nutricias se encuentra en el primer metro de suelo.

Los meristemas apicales de la mayoría de las raíces contienen un centro de reposo; la mayor parte de la actividad meristemática, o división celular, tiene lugar a poca distancia de las células iniciales apicales. Durante el crecimiento primario, el meristema apical origina los tres meristemas primarios, protodermis, meristema fundamental y procámbium, que se diferencian en epidermis, corteza, y cilindro vascular, respectivamente. Además, el meristema apical produce la cofia, que sirve para proteger el meristema y para ayudar a la raíz en su penetración por el suelo.

Muchas células epidérmicas de la raíz desarrollan pelos, que aumentan sustancialmente la superficie de absorción de la raíz. Con excepción de la endodermis, la corteza contiene numerosos espacios intercelulares. Las compactas células endodérmicas contienen bandas de Caspary en sus paredes anticlinales. A consecuencia de ello, todas las sustancias que se mueven entre la corteza y el cilindro vascular tienen que pasar a través de los protoplastos de las células endodérmicas.

El cilindro vascular consta de pericicio y de tejidos vasculares primarios, los cuales están completamente rodeados por el pericicio. El xilema primario usualmente ocupa el centro del cilindro vascular y posee crestas radiales que alternan con los haces del floema primario. Las raíces laterales se originan en el pericicio y se abren camino hacia el exterior a través de la corteza y la epidermis.



22-1
Parte de un vástago de Croton. *Las hojas de* Croton, *una dicotiledónea, tienen una apariencia jaspeada y están dispuestas helicoidalmente alrededor del tallo. En el ápice, las hojas se insertan muy juntas, de forma que nudos y entrenudos no llegan a constituir regiones separadas del tallo. El crecimiento en longitud del tallo entre hojas sucesivas, las cuales se insertan en el tallo en los nudos, da lugar a la formación de entrenudos.*

El vástago: estructura primaria y desarrollo

El vástago, formado por el eje caulinar y sus hojas, se origina durante del desarrollo del embrión, donde estaría representado por una plúmula que consta de un eje caulinar (el epicótilo), uno o más *primordios foliares* (hojas rudimentarias) y un meristema apical. (La plúmula puede ser considerada como la primera yema de la planta.) Con la reanudación del crecimiento del embrión durante la germinación, se desarrollan nuevas hojas a partir del meristema apical y el eje caulinar se alarga y se diferencia en nudos y entrenudos. Progresivamente se van formando *primordios de las yemas* en las axilas de las hojas (Figuras 22-1 y 22-2), que acaban siguiendo una secuencia de crecimiento y diferenciación más o menos similar a la de la primera yema. Esta pauta se repite numerosas veces conforme el sistema caulinar de la planta se va formando.

Por lo general, la yema terminal en crecimiento de un vástago inhibe el desarrollo de las yemas laterales, un fenómeno conocido como *dominancia apical* (ver Capítulo 24). Conforme aumenta la distancia entre el ápice del vástago y las yemas laterales la influencia inhibidora de la yema terminal va disminuyendo y las yemas laterales pueden proceder a su desarrollo. (Esta es la causa por la que la eliminación de los ápices de los tallos, una práctica común entre los jardineros, da lugar a plantas más densas y enmarañadas.)

Las dos funciones principales asociadas a los tallos son la conducción y el soporte. Las sustancias producidas en las hojas son transportadas a través de los tallos por vía del floema a los lugares de utilización de estas sustancias, como son las hojas en crecimiento, los tallos y las raíces, así como las flores en desarrollo, las semillas y los frutos. Una gran parte de las sustancias nutritivas se almacena en las células parenquimáticas de raíces, semillas y frutos, pero los tallos también son importantes órganos de almacenamiento y algunos, como por ejemplo los tallos subterráneos de la patata (o papa) están adaptados específicamente a esta función de almacenamiento. Los órganos fotosintéticos de las plantas –las hojas– se hallan emplazados sobre los tallos, los cuales permiten que las hojas se sitúen en posiciones favorables para recibir la luz. Además, la mayor parte de las pérdidas de agua de la planta tiene

células del procámbium, estrechas y alargadas (y consecuentemente los tejidos vasculares primarios que se desarrollan a partir de ellas) tienen el aspecto de un cilindro hueco más o menos continuo inserto en el tejido fundamental (Figura 22-6). La región más exter-

22-5
Diagrama de la anatomía del extremo, o corona, de una monocotiledónea de tallo grueso sin crecimiento secundario. El aumento en grosor de tales tallos se debe a la actividad de un meristema primario de engrosamiento. El meristema apical y los primordios foliares más jóvenes están hundidos por debajo de los tejidos circundantes del tallo. En el extremo del tallo, existen una serie de filas de células dispuestas como una pila de platos.

ma intercalar de forma que conectan las zonas mucho más diferenciadas del tallo existentes por encima y por debajo del meristema.

El crecimiento en grosor del eje primario del tallo implica divisiones longitudinales y agrandamiento celular tanto en la corteza como en la médula. En las plantas con crecimiento secundario el engrosamiento primario es moderado. Muchas monocotiledóneas, como las palmeras, tienen un crecimiento primario masivo. Normalmente, dicho crecimiento tiene lugar en las proximidades del meristema apical (que, con frecuencia, parece alojarse en una depresión del ápice caulinar) y se localiza en una región relativamente estrecha próxima a la periferia del tallo denominada *meristema primario de engrosamiento* (Figura 22-5).

Al igual que en la raíz, el meristema apical del vástago origina los meristemas primarios: la protodermis, el meristema fundamental y el procámbium (Figura 22-2). Tales meristemas primarios a su vez dan lugar a la epidermis, al tejido fundamental y a los tejidos vasculares primarios, respectivamente.

ESTRUCTURA PRIMARIA DEL TALLO

Existen considerables variaciones en la estructura primaria de los tallos de las plantas con semilla; sin embargo, se pueden reconocer tres tipos básicos de organización: (1) En algunas coníferas y dicotiledóneas las

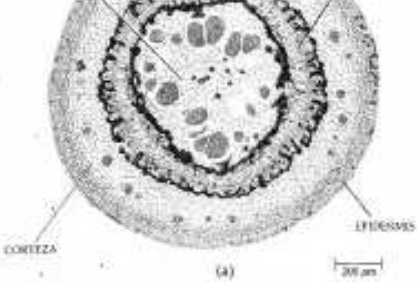
na del tejido fundamental recibe el nombre de *corteza* y la región más interna el de *médula*. (2) En otras coníferas y dicotiledóneas los tejidos vasculares primarios forman una especie de cilindro formado por cordones separados entre sí por tejido fundamental (Figura 22-7). El tejido fundamental que separa los cordones de procámbium (y posteriormente los haces vasculares maduros) es continuo con la corteza y la médula y recibe el nombre de *parénquima interfascicular*. (Interfascicular significa "entre haces.") Frecuentemente a las regiones interfasciculares se las denomina *radios medulares*. También existen estrechas regiones interfasciculares en el primer tipo de organización, pero son mucho menos conspicuas. (3) En los tallos de la mayoría de las monocotiledóneas y de algunas dicotiledóneas herbáceas la disposición de los cordones de procámbium y de los haces vasculares es mucho más compleja. Los tejidos vasculares no se presentan como un único anillo de cordones entre la corteza y la médula. Por el contrario, los tejidos vasculares normalmente se desarrollan en más de un anillo de cordones o en un sistema de cordones dispersos por todo el tejido fundamental. Frecuentemente el tejido fundamental no puede ser diferenciado en corteza y médula (Figura 22-8).

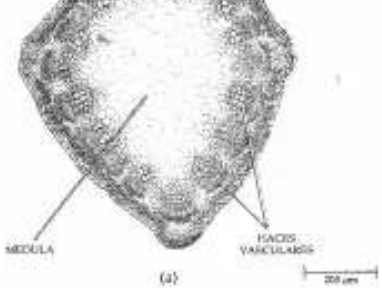
El tallo de *Tilia*

El tallo del tilo americano (*Tilia americana*) es un claro ejemplo del primer tipo de organización (Figura 22-6). Al igual que en la mayoría de los tallos, la epidermis está constituida por una sola capa de células recubierta por la cutícula. La epidermis del tallo generalmente presenta muchos menos estomas que la epidermis de la hoja.

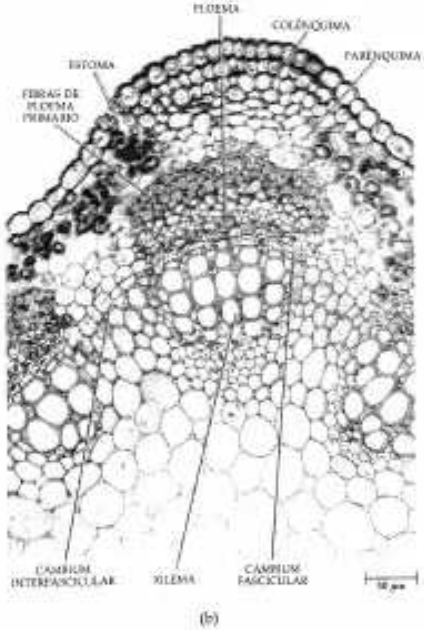
La corteza del tallo de *Tilia* está formada por células colenquimáticas y parenquimáticas. Las numerosas capas de células colenquimáticas, que proporcionan soporte al tallo joven, forman un cilindro continuo por debajo de la epidermis. El resto de la corteza está formado por células parenquimáticas que contendrán cloroplastos en la madurez. La capa de células corticales más interna, de color oscuro, delimita claramente la corteza del cilindro de tejidos vasculares primarios.

En la mayoría de los tallos, incluidos los de *Tilia*, el floema primario se desarrolla a partir de las células más externas del procámbium, y el xilema primario lo hace a partir de las más internas. Sin embargo, no todas las células del procámbium se diferencian en xilema y floema primarios. Una capa sencilla de células situadas entre el xilema primario y el floema primario permanece como meristema y se transforma en el cámbium vascular. Las plantas de *Tilia* son también un buen ejemplo de tallo leñoso, es decir, un tallo que produce una gran cantidad de xilema secundario. (El crecimiento secundario de los tallos se discute en el Capítulo 23.) Después de que la elongación internodal se ha completado en los tallos de *Tilia*, se forman fibras en el floema

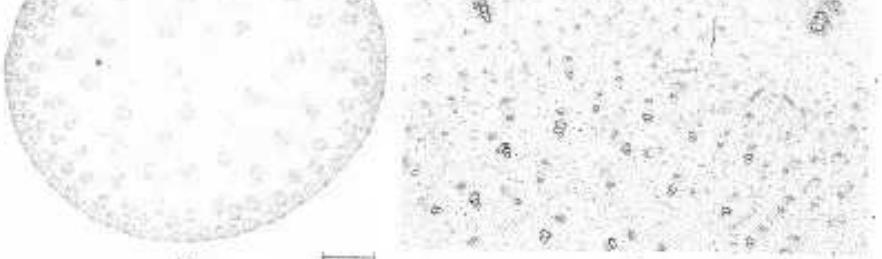


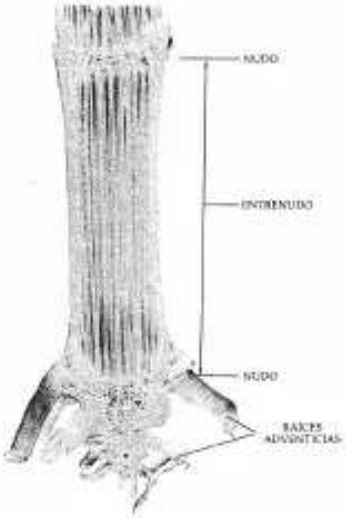


22-6
(a) Sección transversal de tallo de tilo americano (Tilia americana) en un primer estadio de crecimiento. Los tejidos vasculares aparecen como un cilindro hueco que divide el tejido fundamental en una médula interna y en una corteza externa. (b) Detalle de una parte del mismo tallo de tilo.



22-7
(a) Sección transversal de un tallo de alfalfa (Medicago sativa), una dicotiledónea con haces vasculares discretos. (b) Detalle de una parte del mismo tallo de alfalfa.





(c)

22-8
Tallo de maíz (Zea mays). (a) Sección transversal de la zona de un entrenudo, mostrando numerosos haces vasculares dispersos por todo el tejido fundamental. (b) Sección transversal de la región de un nudo de un tallo joven de maíz, mostrando los cordones horizontales de procámbium que se intercomunican con los haces verticales. (c) Un tallo maduro abierto longitudinalmente: se ha eliminado el tejido fundamental para que se pueda ver el sistema vascular.

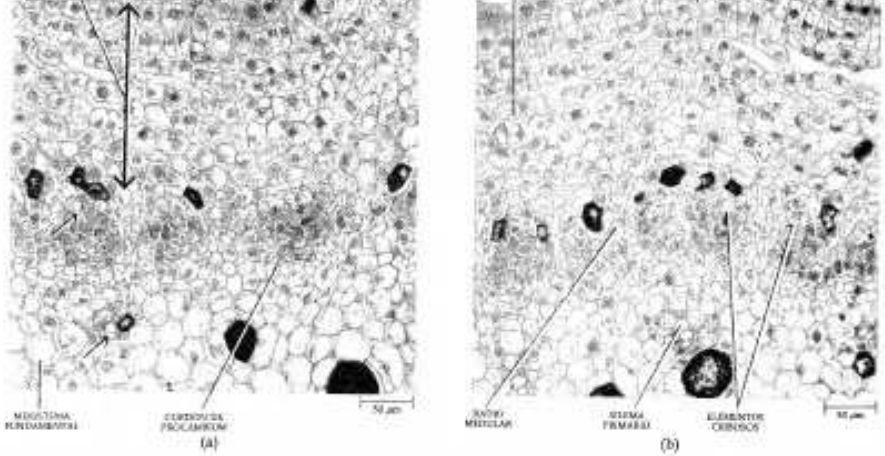
primario. Estas fibras reciben el nombre de *fibras del floema primario* (ver Figura 23-10, página 452).

El límite interior del xilema primario de *Tilia* está claramente delimitado por una o dos capas de células de la médula que son aparentemente de color oscuro. La médula está formada principalmente por células parenquimáticas y contiene numerosos conductos amplios, o canales, rellenos de mucílago (un hidrato de carbono viscoso). También existen conductos similares en la corteza. A medida que las células de la corteza y de la médula aumentan de tamaño se forman numerosos espacios intercelulares entre ellas; estos espacios aeríferos son esenciales para el intercambio gaseoso con la atmósfera. Las células del parénquima de la corteza y de la médula almacenan diferentes sustancias.

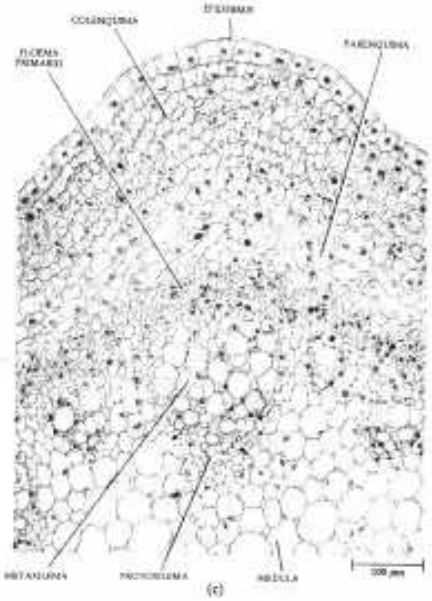
El tallo de *Sambucus*

En el tallo del saúco canadiense *(Sambucus canadensis)* los cordones de procámbium y los haces vasculares primarios forman un sistema de cordones discretos alrededor de la médula. La epidermis, la corteza y la médula tienen una organización esencialmente igual a la de *Tilia*, de manera que la discusión acerca del tallo de saúco se utilizará para explicar con más detalle el desarrollo de los tejidos vasculares primarios de los tallos.

La Figura 22-9a muestra tres cordones de procámbium en los cuales los tejidos vasculares primarios inician su diferenciación. El cordón de la izquierda es algo más viejo que los dos de la derecha y contiene al menos un elemento criboso y un elemento traqueal maduros. Obsérvese que el primer elemento criboso maduro aparece en la parte externa del cordón de procámbium (próxima a la corteza) y que el primer elemento traqueal maduro aparece en la parte más interna (próxima a la médula). Comparando las Figuras 22-9a y 22-9c vemos que los elementos cribosos formados más recientemente aparecen más próximos al centro del tallo y que el xilema se diferencia en la dirección opuesta.



22-9
Secciones transversales del tallo de saúco canadiense (Sambucus canadensis) en un estado inicial de desarrollo. (a) Tallo muy joven, mostrando la protodermis, el tejido fundamental y los cordones discretos de procámbium. Los cordones de procámbium de la izquierda contienen un elemento criboso maduro (flecha, arriba) y un elemento traqueal maduro (flecha, abajo). (b) Tejidos primarios en una fase posterior de desarrollo. (c) Tallo con un crecimiento primario casi completo. El cámbium fascicular y el cámbium interfascicular no se ha formado todavía. (En las Figuras 23-8, 23-9 y 23-11 se ven fases posteriores del crecimiento del tallo de saúco.)



El xilema primario y los elementos del floema primario que se forman en primer lugar (protoxilema y protofloema, respectivamente) son violentamente estirados durante la fase de elongación del entrenudo y con frecuencia acaban destruyéndose. Al igual que el tallo de *Tilia*, las fibras se desarrollan en el floema primario después de que la elongación del entrenudo se ha completado (Figura 23-9).

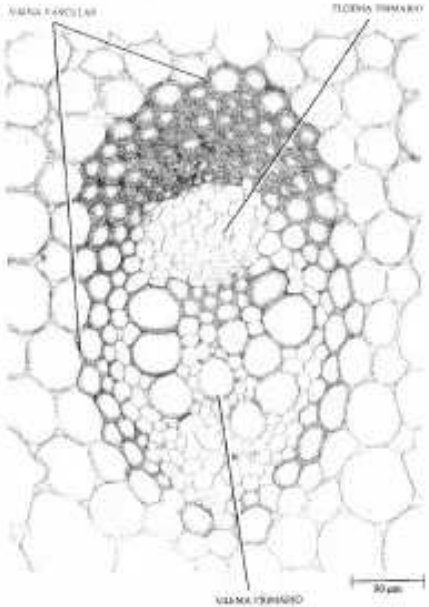
Al igual que los tallos de *Tilia*, los de *Sambucus* se vuelven leñosos. En *Tilia* casi todo el cámbium vascular se origina a partir de células procambiales situadas

entre el xilema y el floema primarios, debido a que las regiones interfasciculares son muy estrechas. En *Sambucus* las regiones interfasciculares son relativamente anchas. En consecuencia, una parte sustancial del cám-

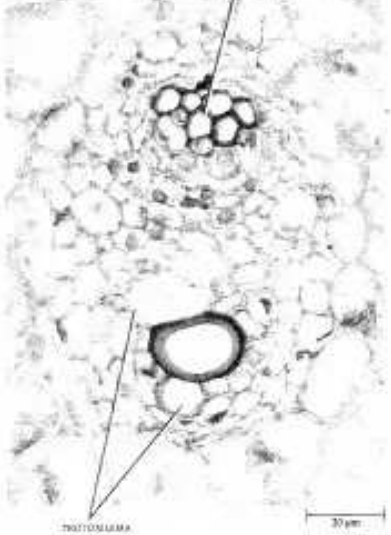
bium vascular de *Sambucus* se desarrolla a partir del parénquima interfascicular situado entre los haces.

Los tallos de *Medicago* y *Ranunculus*

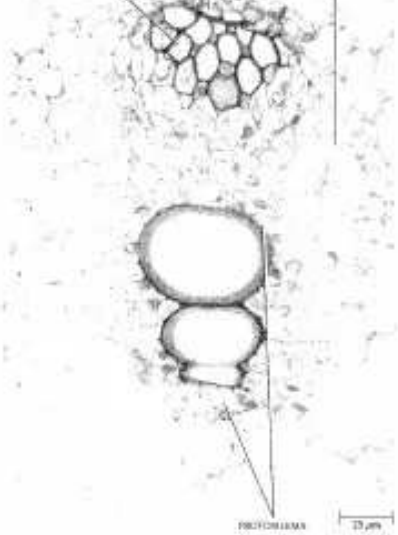
Los tallos de muchas dicotiledóneas desarrollan poco o nada crecimiento secundario y en consecuencia son *herbáceos* o no leñosos (ver Capítulo 23). Ejemplos de tallos de dicotiledóneas herbáceos se pueden encontrar en la alfalfa (*Medicago sativa*) y en los ranúnculos (*Ranunculus*).



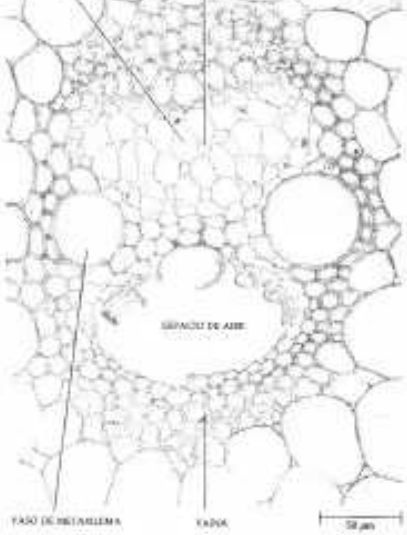
22-10
Sección transversal de un haz vascular de ranúnculo (Ranunculus), *una dicotiledónea herbácea. Los haces vasculares del ranúnculo son cerrados, de forma que todas las células de procámbium acaban madurando y en consecuencia no se desarrollan tejidos secundarios. El floema primario y el xilema primario están rodeados por una vaina vascular formada por células de esclerénquima de paredes gruesas. Compárese el haz vascular que se ve en esta fotografía con el haz vascular maduro de maíz de la Figura 22-11c.*



(a)



(b)



(c)

22-11
Tres fases de la diferenciación de los haces vasculares del maíz (Zea mays), *tal y como se ven en secciones transversales del tallo. (a) Los elementos de protoflorema y dos elementos del protoxilema están maduros. (b) Los elementos cribosos del protoflorema están ahora aplastados y una gran parte del metaflorema ya está maduro. Hay tres elementos del protoxilema maduros y los dos vasos de metaxilema se han expandido casi completamente. (c) Haz vascular maduro rodeado por una vaina de células de esclerénquima con las paredes gruesas. El metaflorema está formado exclusivamente por tubos cribosos y células acompañantes. La parte del haz vascular que había estado ocupada por elementos de protoxilema se halla ocupada ahora por un amplio espacio de aire. Obsérvense los engrosamientos de las paredes de los elementos destruidos de protoxilema que rodean al espacio de aire.*

Medicago es un ejemplo de dicotiledónea herbácea que presenta algo de crecimiento secundario (Figura 22-7). La estructura y el desarrollo de los tejidos primarios del tallo de *Medicago* son esencialmente similares en organización a los de Sambucus y otras dicotiledóneas leñosas. Los haces vasculares se hallan separados por amplias regiones interfasciculares y rodean a una gran médula. El cámbium vascular procede en parte del procámbium y en parte de las regiones interfasciculares, pero los tejidos vasculares secundarios se forman principalmente en los haces vasculares. El cámbium interfascicular generalmente sólo produce células de esclerénquima en el lado del xilema.

El tallo herbáceo de *Ranunculus* es un caso extremo y sus haces vasculares se asemejan a los de muchas monocotiledóneas. Los haces vasculares no retienen procámbium después de que los tejidos vasculares primarios hayan alcanzado la madurez; en consecuencia, los haces nunca desarrollan un cámbium vascular y pierden su potencial para un crecimiento posterior. Los haces vasculares, como los de *Ranunculus* (Figura 22-10) y los de las monocotiledóneas, que han perdido el potencial para un crecimiento posterior del haz debido a que todas las células del procámbium han madurado, reciben el calificativo de "cerrados". Los haces vasculares capaces de originar un cámbium son calificados de "abiertos". En la mayoría de las dicotiledóneas los haces vasculares son de tipo abierto; producen algunos tejidos vasculares secundarios.

El tallo de *Zea*

El tallo herbáceo del maíz (*Zea mays*) es un buen ejemplo de los tallos de monocotiledóneas en que los haces vasculares forman un sistema de cordones dispersos por todo el tejido fundamental (Figura 22-8). Al igual que en otras monocotiledóneas, los haces conductores son cerrados.

La Figura 22-11 muestra tres fases en el desarrollo de un haz vascular de maíz. Al igual que en los haces de tallos de dicotiledóneas, el floema se origina a partir de las células externas del cordón de procámbium y el xilema se forma a partir de las internas. Igualmente, la diferenciación del floema y del xilema tiene lugar en direcciones opuestas; como puede verse en las secciones transversales, el floema se diferencia de afuera hacia adentro, y el xilema se diferencia de adentro hacia afuera. Los elementos del floema y del xilema que se forman primero (el protofloema y el protoxilema) se estiran y acaban destruyéndose durante la elongación del entrenudo. Este hecho provoca la formación de un amplio espacio de aire en el lado del xilema del haz (Figura 22-11c). El haz vascular maduro contiene dos amplios vasos (vasos de metaxilema) y el tejido floemático (metaflorema) consta de tubos cribosos y de células acompañantes. Todo el haz está envuelto por una vaina de células de esclerénquima.

RELACIÓN ENTRE LOS TEJIDOS VASCULARES DEL TALLO Y DE LA HOJA

lares que se extienden desde un *haz caulinar* longitudinal hasta la base de una hoja, donde conecta con el sistema vascular de la hoja, recibe el nombre de *rastro foliar* y el espacio o región de tejido fundamental que se

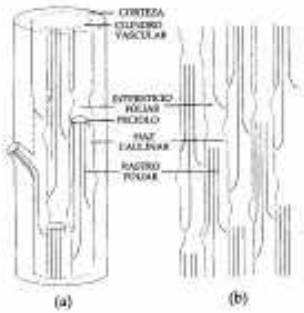
MORFOLOGÍA DE LA HOJA

Las hojas presentan una gran variabilidad tanto en

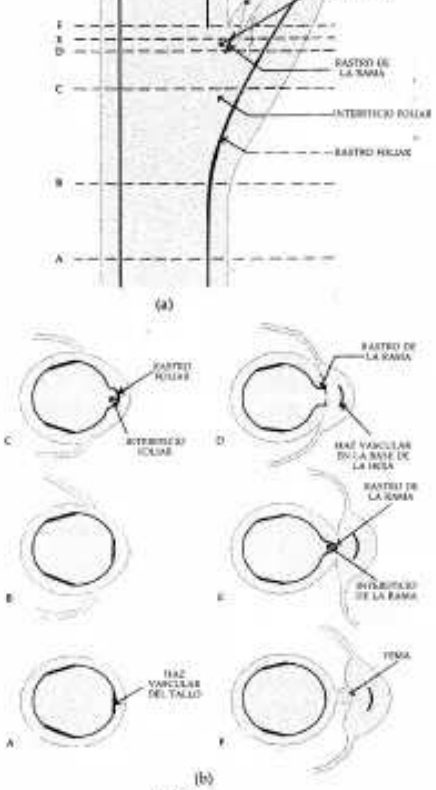
El patrón que forman los haces vasculares en el tallo refleja la estrecha relación estructural y de desarrollo que existe entre el tallo y sus apéndices laterales, las hojas. El término "vástago" sirve no sólo como un término colectivo que engloba a estos dos órganos vegetativos, sino que también es una expresión de su íntima asociación.

Los cordones de procámbium del tallo surgen detrás del meristema apical, justamente debajo del primordio foliar en desarrollo y en ocasiones aparecen por debajo de los emplazamientos de futuros primordios foliares incluso antes de que éstos comiencen a formarse. Conforme los primordios foliares van creciendo en longitud, los cordones de procámbium también se van diferenciando en su interior. Desde su origen, el sistema procambial de la hoja es continuo con el del tallo.

En cada nudo, uno o más haces vasculares divergen del cilindro de cordones existente en el tallo, cruzan la corteza y entran en la hoja u hojas que están insertadas en ese nudo (Figuras 22-12 y 22-13). Los haces vascu-



22-12
Diagramas del sistema vascular primario de un tallo de Chenopodium glaucum *en que el conjunto de haces discretos forma un cilindro de cordones interconectados alrededor de la médula. (a) Diagrama tridimensional mostrando la disposición de los haces dentro del tallo. (b) Sistema vascular extendido en un solo plano. Obsérvense los rastros foliares divergiendo hacia afuera desde el cilindro vascular y la relación de los rastros con los haces vasculares del tallo. En* C. glaucum *cada hoja tiene tres rastros foliares.*

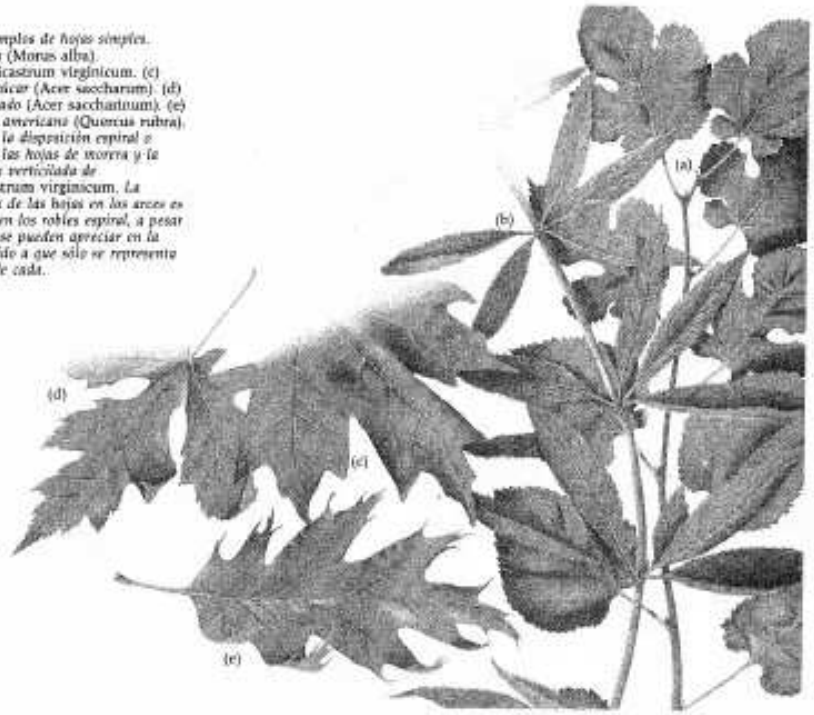


22-13
Diagramas de (a) sección longitudinal, (b) sección transversal de un tallo de tabaco (Nicotiana tabacum)*, mostrando las relaciones de los sistemas vasculares de la hoja y del tallo. El tallo de tabaco posee un cilindro vascular "continuo", con algunas partes más anchas que otras. Un único rastro foliar diverge hacia la hoja en cada nudo. También existen rastros de las ramas en los nudos, con frecuencia estrechamente asociados a los rastros foliares. En el tabaco, son dos los rastros de las ramas que se extienden en los nudos desde el sistema vascular del tallo hasta la yema. Por otro lado, el intersticio de la rama es continuo con el de la hoja.*

encuentra en el cilindro vascular allí donde éste diverge hacia la hoja recibe el nombre de *intersticio foliar* o ventana foliar. Una sola hoja puede tener uno o más rastros foliares que conectan su sistema vascular con el del tallo. El número de entrenudos que los rastros foliares atraviesan antes de unirse a los haces caulinares es variable y por lo tanto los rastros pueden variar en su longitud.

En su recorrido hacia arriba o hacia abajo, los haces caulinares se hallan asociados a numerosos rastros foliares. Un haz caulinar y sus rastros foliares asociados reciben el nombre de *simpodio*. En algunos tallos, todos o parte de los simpodios se hallan interconectados, mientras que en otros todos los simpodios son unidades del sistema vascular independientes. No obstante, la disposición del sistema vascular del tallo es un reflejo de la disposición de las hojas sobre él.

22-14
Varios ejemplos de hojas simples. (a) Morera (Morus alba)*. (b)* Veronicastrum virginicum*. (c) Arce de azúcar* (Acer saccharum)*. (d) Arce plateado* (Acer saccharinum)*. (e) Roble roja americano* (Quercus rubra)*. Obsérvese la disposición espiral o alterna de las hojas de morera y la disposición verticilada de* Veronicastrum virginicum*. La disposición de las hojas en los arces es opuesta y en los robles espiral, a pesar de que no se pueden apreciar en la figura debido a que sólo se representa una hoja de cada.*



22-15
Hoja compuesta pinnada de guisante (Pisum sativum)*. Obsérvense las estípulas en la base de la hoja y los*

las hojas son opuestas y en *Veronicastrum virginicum* las hojas son verticiladas (Figura 22-14).

Las hojas de las dicotiledóneas pueden ser simples o compuestas. En las hojas simples los limbos no están

22-17
Algunos ejemplos de hojas compuestas. En (a) se observa una hoja palmaticompuesta; todas las demás son pinnaticompuestas. (a) Aesculus pavia*.*

tenues zarcillos en el extremo de las mismas. En la hoja del guisante las estípulas son con frecuencia más grandes que los folíolos.

divididos en partes distintas, aunque pueden ser profundamente lobulados (Figura 22-14). Los limbos de las hojas compuestas están divididos en folíolos, cada uno de ellos usualmente posee su propio pequeño peciolo (que se denomina peciolulo). Se pueden distinguir dos tipos diferentes de hojas compuestas: las pinnaticompuestas y las palmaticompuestas (Figura 22-17). En las hojas pinnaticompuestas los folíolos se sitúan a ambos lados de un eje, el *raquis*, al igual que las barbas de una pluma. (El raquis es una extensión del peciolo.) Los folíolos de una hoja palmaticompuesta divergen del extremo del peciolo y carecen por tanto de raquis.

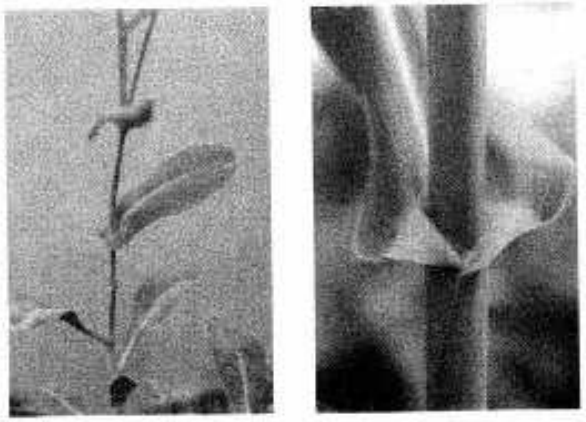
Puesto que los folíolos son similares, en apariencia, a hojas simples, en ocasiones es difícil determinar si se trata de un folíolo o de una hoja. Se pueden utilizar dos criterios para distinguirlos: (1) existen yemas en las axilas de las hojas, ya sean simples o compuestas, pero no en las axilas de los folíolos; y (2) las hojas se extienden desde el tallo en varios planos, mientras que los folíolos siempre se disponen en el mismo plano.

ESTRUCTURA DE LA HOJA

La variabilidad de la estructura de las hojas de las angiospermas tiene mucho que ver con el hábitat donde viven y la disponibilidad de agua es un factor especialmente importante que afecta a su forma y estructura. Según los requerimientos de agua o las adaptaciones que presentan, se suelen distinguir varios tipos de

(b) *Caria blanca* (Carya ovata).
(c) *Fresno americano* (Fraxinus pensylvanica var. subintegerrima).
(d) *Robinia* (Robinia pseudo-acacia).
(e) *Acacia de tres espinas* (Gleditsia triacanthos). *En la acacia de tres espinas cada folíolo está subdividido a su vez en pequeños folíolos.*

22-16
Las plantas con hojas sésiles (hojas sin peciolo) son frecuentes entre las dicotiledóneas, como por ejemplo el miembro de la familia de la mostaza Bioricandia (a), pero son especialmente características de las gramíneas y de otras monocotiledóneas. (b) En el maíz (Zea mays), una monocotiledónea, la base de la hoja forma una vaina alrededor del tallo. Se puede apreciar también la lígula, una pequeña solapa de tejido que se extiende hacia arriba desde la vaina.

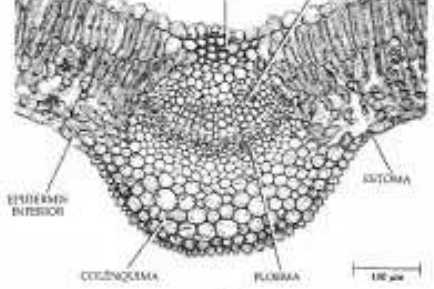


plantas: *mesófitos* (plantas que requieren de abundante agua en el suelo y una atmósfera relativamente húmeda), *hidrófitos* (plantas que dependen de un abundante aporte de humedad o bien que crecen total o parcialmente sumergidas en el agua) y *xerófitos* (plantas que están adaptadas a ambientes áridos). Los límites entre estos tipos no son completamente claros, sino que con frecuencia las hojas presentan una combinación de caracteres que corresponden a diferentes tipos ecológicos. Independientemente de esta variabilidad en la forma, las hojas de las angiospermas están especializadas como órganos fotosintetizadores y, al igual que las raíces y los tallos, constan de sistemas de tejidos epidérmico, fundamental y vascular.

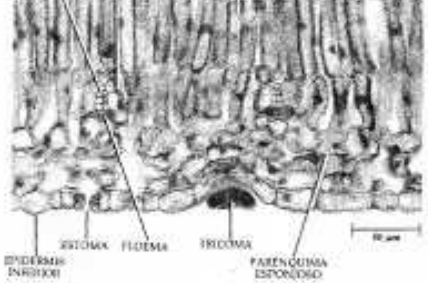
Epidermis

Las células epidérmicas normales de la hoja, como las del tallo, están dispuestas de forma compacta y se encuentran recubiertas por una cutícula que reduce las pérdidas de agua (ver páginas 50 y 395). Puede haber estomas en ambos lados de la hoja, pero normalmente son más numerosos en la cara inferior (Figura 22-18). En las hojas de los hidrófitos que flotan sobre la superficie del agua puede ser que los estomas sólo aparezcan en la epidermis superior (Figura 22-19); las hojas sumergidas normalmente carecen por completo de estomas. Las hojas de los xerófitos generalmente tienen un número de estomas mayor que el de las otras plantas. Probablemente estos numerosos estomas permiten una mayor tasa de intercambio gaseoso durante los raros periodos favorables en que disponen de agua. En muchos xerófitos los estomas están hundidos en depresiones de la superficie inferior de la hoja (Figura 22-20). Las depresiones también pueden contener numerosos pelos epidérmicos. La conjunción de estos dos caracteres puede servir para reducir las pérdidas de agua de la hoja. Los pelos epidérmicos o tricomas, pueden aparecer en ambas superficies de una hoja. La existencia de gruesos entramados de pelos epidérmicos puede también disminuir las pérdidas de agua de las hojas.

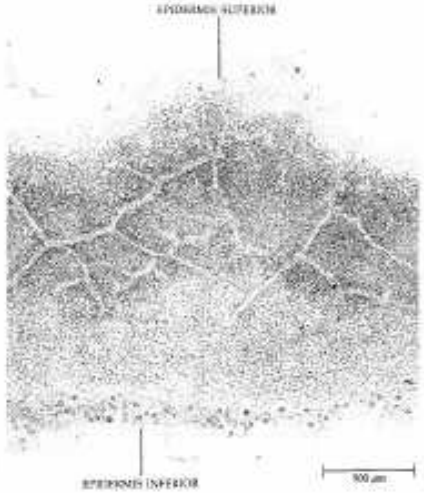
En las hojas de las dicotiledóneas los estomas están dispersos y con frecuencia parecen estar dispuestos de



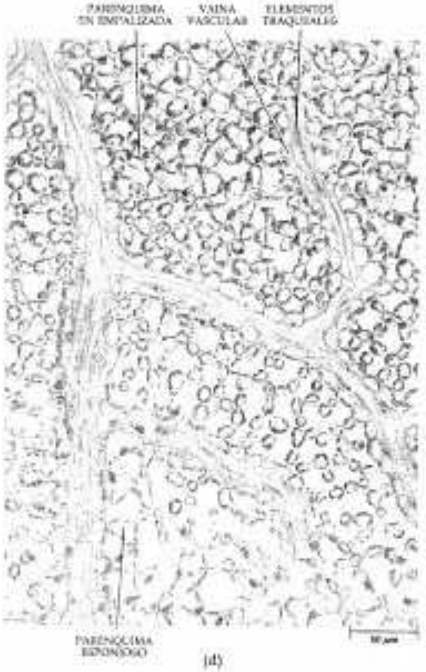
(a)



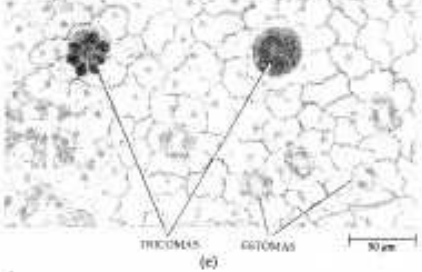
(b)



(c)



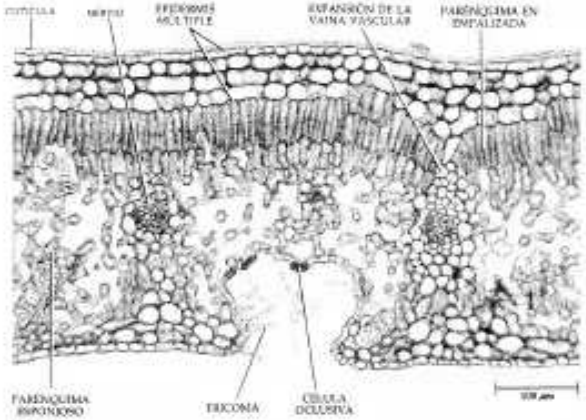
(d)



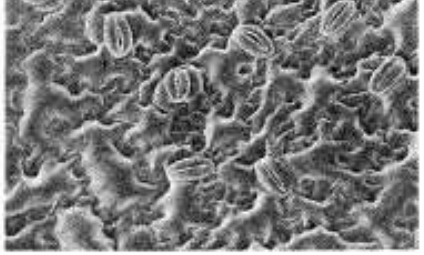
(e)

22-18
Secciones de hoja de lila (Syringa vulgaris). (a) Sección transversal a través de una costilla central mostrando el nervio medial. (b) Sección transversal de una porción de limbo. En esta figura se pueden apreciar dos nervios pequeños (nervios menores). (c) Sección paradermal de la hoja: el corte de esta sección está hecho aproximadamente paralelo a la superficie de la hoja. Conforme avanzamos desde la parte superior a la inferior de la fotografía el corte va profundizando más en el interior de la hoja. Por tanto, se puede apreciar parte de la epidermis superior en el área iluminada del extremo superior de la fotografía, mientras que una parte de la epidermis inferior puede ser vista en la parte de abajo. Obsérvese el mayor número de estomas presentes en la epidermis inferior. La nervización de las hojas de lila es reticulada. (d) y (e) son ampliaciones de partes de (c). En (d) se observan fragmentos de parénquima en empalizada (arriba) y de parénquima esponjoso (abajo). En la parte superior derecha de esta fotografía se puede ver el extremo de una nervización, seccionada a la altura de algunos elementos traqueales y rodeada por una vaina vascular. En (e) se observa un fragmento de la epidermis inferior, con dos tricomas (pelos epidérmicos) y varios estomas, además de numerosas células epidérmicas normales.

22-19
Sección transversal de la hoja de un nenúfar (Nymphaea odorata), que flota sobre la superficie del agua y sólo tiene estomas en la epidermis superior. Como es típico en los hidrófitos, el tejido vascular de la hoja de Nymphaea está muy reducido, especialmente el xilema. El parénquima en empalizada consta de varias capas de células por encima del parénquima esponjoso.



22-20
Sección transversal de una hoja de adelfa (Nerium oleander). La adelfa es un xerófito, tal y como queda reflejado en la estructura de la hoja. Obsérvese la cutícula enormemente gruesa que cubre una epidermis múltiple (pluriestratificada) en las superficies superior e inferior de la hoja. Los estomas y los tricomas sólo se encuentran en zonas invaginadas de la epidermis inferior denominadas criptas estomatíferas.



22-21
Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una hoja de patata (Solanum tuberosum) *mostrando la disposición aleatoria de los estomas, típica de las hojas de dicotiledóneas. Las células oclusivas de la patata tienen una forma arriñonada y no llevan asociadas células accesorias.*

22-22
Fotografía al microscopio electrónico de barrido de una hoja de maíz (Zea mays), *mostrando la disposición paralela de los estomas, típica de las hojas de monocotiledóneas. En el maíz, cada par de estrechas células oclusivas lleva asociadas dos células accesorias, una a cada lado del estoma.*

forma aleatoria (Figura 22-21); su formación es mixta, es decir, pueden encontrarse estomas maduros y estomas inmaduros unos al lado de otros en hojas parcialmente desarrolladas. En las monocotiledóneas los estomas están dispuestos en hileras paralelas a lo largo del eje principal de la hoja (Figura 22-22). Su formación comienza en el extremo de las hojas y va progresando hacia abajo.

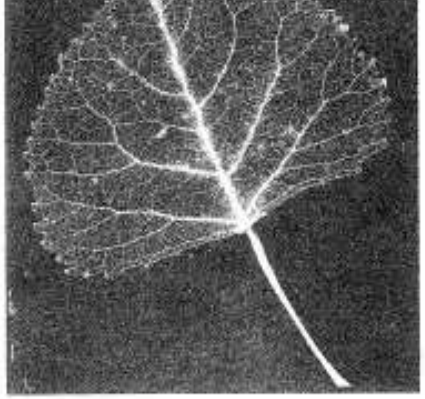
Mesofilo

El mesofilo –el tejido fundamental de la hoja– está particularmente especializado en la fotosíntesis, gracias al gran volumen de espacios intercelulares así como a los numerosos cloroplastos que posee. Los espacios intercelulares están conectados con la atmósfera exterior a través de los estomas que facilitan un rápido intercambio de gases, un factor muy importante para la eficacia de la fotosíntesis. En los mesófitos el mesofilo se diferencia en un *parénquima en empalizada* y en un *parénquima esponjoso*. Las células del parénquima en empalizada tienen un aspecto columnar y su eje principal forma un ángulo recto con la epidermis, mientras que las células del parénquima esponjoso tienen una forma irregular (Figura 22-18b, d). Aunque el parénquima en empalizada parezca más compacto que el parénquima esponjoso, la mayoría de las paredes celulares verticales de las células en empalizada están expuestas a espacios intercelulares y en algunas hojas la superficie de la empalizada puede ser de dos a cuatro veces mayor que la superficie esponjosa. Los cloroplastos son también más numerosos en las células en empalizada que en las células esponjosas. En consecuencia, la mayor parte de la fotosíntesis que se produce en la hoja aparentemente tiene lugar en el interior del parénquima en empalizada.

El parénquima en empalizada se localiza habitualmente en el lado superior de la hoja, mientras que el parénquima esponjoso suele estar en el lado inferior (Figura 22-18). En las hojas de los xerófitos el parénquima en empalizada aparece con frecuencia en ambos lados de la hoja. En algunas plantas –como por ejemplo el maíz (ver Figura 7-19, página 108) y otras gramíneas (Figuras 22-25 a 22-27)– las células del mesofilo son más o menos similares en forma, sin que exista una clara diferencia entre el parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso.

Haces vasculares

El mesofilo de la hoja se halla atravesado en toda su extensión por numerosos haces vasculares, o *nervios*, que presentan una continuidad con el sistema vascular del tallo. En la mayoría de las dicotiledóneas los nervios están dispuestos siguiendo una pauta de ramificación, con nervios sucesivamente más pequeños que se ramifican desde los mayores. Este tipo de nervadura se conoce con el nombre de *nervadura reticular* (Figura 22-23). Con frecuencia el nervio mayor se extiende a lo largo del eje principal de la hoja, constituyéndose en nervio medial, el cual, junto al tejido fundamental asociado, comprende la llamada costilla central de tales hojas (Figura 22-18a). Por el contrario, las hojas de la mayoría de las monocotiledóneas poseen numerosos nervios aproximadamente del mismo tamaño y orientados de forma paralela a lo largo de la hoja. Esta



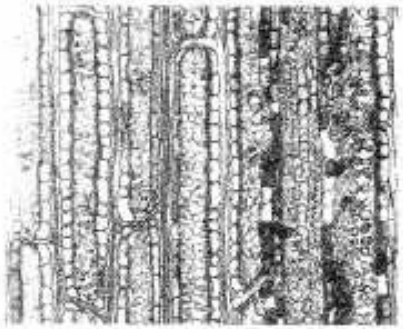
22-23
Dos ampliaciones de una hoja aclarada de álamo (Populus deltoides), *a la cual se le ha extraído la clorofila. La hoja de álamo posee la típica nervación reticulada de las dicotiledóneas. Las pequeñas áreas de mesofilo delimitadas por las nervaciones reciben el nombre de areolas. Ninguna célula del mesofilo queda lejos de algún nervio. El agua y los minerales disueltos son transportados a la hoja a través del xilema; las moléculas orgánicas producidas en la hoja se transportan fuera de ella a través del floema.*

disposición de la nervadura recibe el nombre de *nervadura paralela* (Figura 22-16b). En las hojas con nervadura paralela, los nervios longitudinales están interconectados por medio de nervios más pequeños, formando una compleja red (Figura 22-24).

Los nervios contienen xilema y floema que por lo general son completamente de origen primario. (El nervio medio y en ocasiones los nervios más gruesos pueden tener un crecimiento secundario en algunas hojas de dicotiledóneas.) Las terminaciones de los nervios en las hojas de las dicotiledóneas con frecuencia sólo contienen elementos traqueales, aunque algunas veces pueden contener tanto elementos xilemáticos como floemáticos. Por lo general, el xilema ocupa la parte superior de la hoja, mientras que el floema ocupa el lado inferior (Figura 22-18a, b).

Los pequeños nervios que se hallan más o menos incluidos en el tejido del mesofilo de la hoja reciben el nombre de *nervios menores*, mientras que los grandes nervios asociados a las costillas (prominencias del lado inferior de la hoja) son denominados *nervios mayores*. Los nervios menores son los que desempeñan el papel más importante en la recolección de los productos de la fotosíntesis de las células del mesofilo. Al incrementarse el tamaño de los nervios, éstos quedan espacialmente menos asociados al mesofilo y se van incorporando progresivamente a los tejidos no fotosintetizadores de las costillas. Por lo tanto, al aumentar el tamaño de los nervios, su función cambia de la de recolección a la de mero transporte.

Los tejidos vasculares de los nervios raramente quedan expuestos a los espacios intercelulares del mesofilo. Los grandes nervios están rodeados por células del parénquima que contienen pocos cloroplastos, mientras que los nervios pequeños están rodeados por una o



22-24
Sección paradermal de una hoja de maíz (Zea mays) *mostrando la nervación paralela característica de las monocotiledóneas. Obsérvense los numerosos nervios transversales que interconectan el sistema de nervios longitudinales (paralelos).*

La hoja de las plantas, como el pulmón humano, sólo puede funcionar cuando tiene la posibilidad de intercambiar gases con el aire circundante. En consecuencia, la hoja, como el pulmón, es un órgano sumamente sensible a la contaminación atmosférica.

La contaminación atmosférica es de distintos tipos. Algunos contaminantes son partículas que pueden ser orgánicas, como las que se encuentran en el humo producido por la combustión de hidrocarburos y de basuras, o inorgánicas, como las que producen los hornos de cemento y las fundiciones y los compuestos ricos en plomo desprendidos en la combustión de la gasolina. Estas partículas, como principales componentes del humo contaminante (smog), reducen la cantidad de luz solar que llega al suelo y también ejercen efectos desfavorables directos sobre las plantas. Pueden obstruir los estomas e impedir su funcionamiento o actuar como venenos, especialmente las partículas metálicas.

Los compuestos fluorados, que aparecen en la atmósfera como productos de desecho de las fábricas de fosfatos, acero, aluminio, y otros productos industriales, actúan como venenos acumulativos que entran en las hojas a través de los estomas y provocan el colapso del tejido foliar, aparentemente mediante la inhibición de los enzimas implicados en la síntesis de celulosa. Miles de hectáreas de cítricos en Florida fueron afectados por los compuestos de flúor vertidos por las fábricas de fertilizantes fosfatados.

En el procesamiento de minerales sulfurados se desprende dióxido de azufre:

$$2CuS + 3O_2 \rightarrow 2CuO + 2SO_2$$

El dióxido de azufre tiene un desagradable sabor picante; es un contaminante atmosférico insólito ya que puede ser detectado por el sabor a mínimas concentraciones que por el olfato. Los óxidos de azufre se desprenden también por la combustión de los combustibles fósiles que contienen azufre. En el aire húmedo, los óxidos de azufre reaccionan con el agua y forman gotitas de ácido sulfúrico, un ácido fuertemente corrosivo y un componente de la lluvia ácida. En algunas zonas de los Estados Unidos se han formado zonas virtualmente desérticas por la emisión de dióxido de azufre combinado con metales. Hacia el año 1905, se implantaron controles del aire atmosférico para analizar la contaminación de las áreas colindantes con las fundiciones de cobre en Tennessee, pero la otrora superficie cubierta por un espeso bosque es hoy una zona estéril. No sólo fue eliminada la vegetación sino que el suelo fue lixiviado de nutrientes por la acción del ácido. De forma similar, en una zona de fundiciones de cobre en Sacramento Valley, California, toda la vegetación murió dentro de una área de 260 kilómetros cuadrados, y en otros 320 se vio afectado su crecimiento.

La contaminación atmosférica más familiar para los californianos es la del "smog" fotoquímico, que es producido por la luz solar conjuntamente con los gases de escape de los automóviles. La región de Los Angeles ofrece un asiento ideal para la formación del "smog" fotoquímico ya que la vida de esta urbe depende en gran medida del transporte en automóvil, y las montañas del norte y del este forman una "cubeta" que impide la dispersión de los contaminantes. No tan sólo muchas especies de plantas son incapaces de sobrevivir en la misma ciudad (lo que también ocurre en muchas de las grandes ciudades del mundo), sino que el humo que escapa de la depresión de Los Angeles está dañando los cultivos agrícolas y matando los bosques de pinos en las montañas situadas a más de 160 kilómetros de distancia.

Uno de los principales ingredientes del "smog" fotoquímico es el dióxido de nitrógeno, NO_2, que se produce en cualquier proceso de combustión que tenga lugar en el aire (el aire seco contiene un 77 por ciento de nitrógeno) y que por lo tanto se encuentra en los gases de escape de los automóviles. Bajo la influencia de la luz, el NO_2 se disocia en NO y oxígeno atómico. Este último es extremadamente reactivo y forma ozono, O_3, por la reacción con oxígeno normal (molecular).

En las capas altas de la atmósfera la luz ultravioleta provoca reacciones similares que forman la capa de ozono descrita en la página 4. El ozono también puede formarse por una chispa eléctrica siendo ése el origen del olor a "limpio" posterior a una tormenta eléctrica. El ozono es una sustancia altamente tóxica. Daña las células con finas paredes del parénquima en empalizada de las plantas, afectando aparentemente a la permeabilidad de las membranas de las células y cloroplastos. Otro componente del "smog" fotoquímico es el PAN (nitrato peroxiacetílico, $C_2H_3O_5N$). Es varias veces más tóxico que el ozono pero se presenta en mucha menos concentración. La fotosíntesis se reduce en un 66 por ciento con concentraciones de 0,25 partes por millón de "smog" fotoquímico.

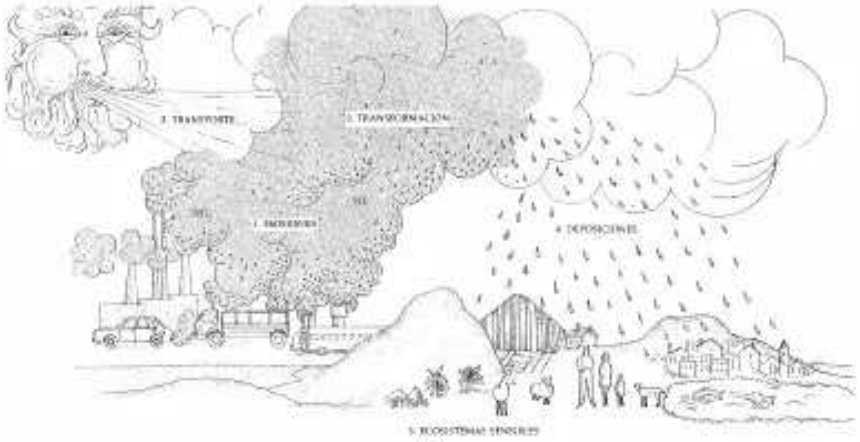
Actualmente, existe mucho interés por el estudio de los efectos negativos de la lluvia ácida sobre el medio ambiente. En condiciones normales, la lluvia de una área no contaminada debe tener un pH de 5,6. Con la combustión de hidrocarburos y la fundición de minerales sulfurosos, las grandes cantidades de óxidos de azufre y de nitrógeno emitidos a la atmósfera reaccionan con el agua y forman ácidos fuertes (sulfúrico y nítrico). La lluvia y la nieve de estas zonas tienen un pH inferior a 5,6 y, por definición, son ácidas. El fenómeno de la precipitación ácida es hoy en día habitual y ocurre en grandes regiones de Europa occidental, este de los Estados Unidos y sudeste del Canadá; el promedio anual del pH de las lluvias de estas zonas va del 4 al 4,5. Más aún, la lluvia de algunas tormentas es todavía mucho más ácida. En Escocia, Noruega e Islandia se han citado lluvias ácidas con valores de pH de 2,4, 2,7 y 3,5, respectivamente. El método para reducir la contaminación mediante la construcción de chimeneas altas en las fundiciones y plantas industriales ha provocado cientos problemas regionales. Los contaminantes emanados de tales chimeneas son transportados a grandes distancias a través de la atmósfera. Por ejemplo, más del 75 por ciento del azufre caído con la lluvia en los países escandinavos se produce en las Islas Británicas y Europa central. El efecto de la lluvia ácida sobre la vegetación no se conoce muy bien pero actualmente se está estudiando en todo el hemisferio norte. Se ha demostrado que las lluvias ácidas provocan un descenso en el crecimiento de los bosques en Suecia. Además, mediante lluvias ácidas simuladas se ha demostrado que provocan lesiones en las hojas e inhiben la germinación de las semillas. La aparición de efectos negativos en los bosques de Alemania Occidental ha aumentado en unos pocos años desde un bajo porcentaje a más del 50 por ciento.

El efecto más evidente de la lluvia ácida se ha dado en las poblaciones de peces, que virtualmente han sido eliminadas de los lagos acidificados de algunas regiones del mundo. Se ha sugerido que mucha de la toxicidad para los peces se debe en realidad al incremento de las concentraciones de aluminio, más que a la acidificación del medio donde viven. El aluminio, que comprende alrededor de un 5 por ciento de la corteza terrestre, es prácticamente insoluble en agua alcalina o neutra y por lo tanto no es biológicamente aprovechable. Sin embargo, como consecuencia de la lluvia ácida, la concentración de aluminio disuelto en algunos lagos puede aumentar hasta niveles tóxicos para los peces y otros organismos acuáticos. La solubilidad de otros metales tóxicos, como el plomo, el cadmio y el mercurio también aumentan enormemente con el descenso del pH.

(a)

(b)

(a) La lesión producida por el dióxido de azufre en una hoja de zarzamora (Rubus) se caracteriza por una zona del tejido foliar lesionada rodeada por tejido sano. (b) La lesión producida por el ozono en una hoja de tabaco (Nicotiana tabacum) aparece en forma de puntos o manchas de tejidos muertos sobre la cara superior, o haz de la hoja. En caso de una fuerte lesión por ozono, las manchas se funden, siendo entonces visibles en ambos lados de la hoja. (c) La lluvia ácida aparece cuando los óxidos de azufre y de nitrógeno reaccionan con el agua en la atmósfera y forman ácido sulfúrico y nítrico.



(c)

varias capas de células dispuestas en forma compacta formando una *vaina vascular* (ver de la Figura 22-18 a la 22-20). Las células de la vaina vascular con frecuencia se parecen a las células del mesófilo dentro del cual están los nervios menores. Los nervios vasculares en

22-27
Sección transversal de una hoja de la gramínea anual Poa annua, *una gramínea C_3. (a) Vista general de una hoja. (b) Ampliación de una porción de*

En general, por encima y por debajo de los nervios existen cordones de células de esclerénquima. La epidermis de la hoja de las gramíneas contiene células

hoja de Poa que se ve en la figura, las células buliformes están parcialmente colapsadas, por tanto la hoja está doblada. Un aumento en la turgencia

están los nervios pequeños. Las vainas vasculares se extienden hasta el final de los nervios, asegurando que ninguna parte del tejido vascular quede expuesto al aire en los espacios intercelulares y que ninguna sustancia entre o salga de los tejidos vasculares sin haber pasado antes a través de ellas (Figura 22-18d). Por lo tanto, la vaina vascular tiene una función análoga a la de la endodermis de la raíz.

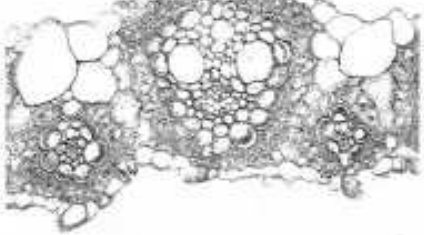
En muchas hojas las vainas vasculares están conectadas con la epidermis superior o con la inferior, o con las dos, a través de células similares a las de la vaina. (Figura 22-20). Tales conexiones (que en realidad se trata de extensiones de las vainas) reciben el nombre de *extensiones de las vainas vasculares*. Además de proporcionar soporte mecánico a la hoja, aparentemente también conducen agua a la epidermis en las dicotiledóneas.

La epidermis por sí misma proporciona una considerable robustez a la hoja debido a su estructura compacta y a su cutícula. Además, los grandes nervios de las hojas de dicotiledóneas suelen estar bordeados por células de colénquima y esclerénquima que proporcionan soporte a la hoja. En las hojas de monocotiledóneas los nervios pueden estar rodeados de fibras. También pueden encontrarse células de colénquima y fibras a lo largo de los márgenes de las hojas de dicotiledóneas y de monocotiledóneas, respectivamente.

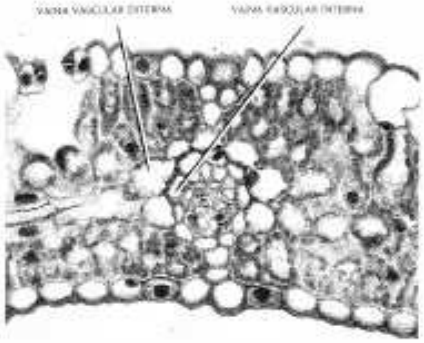
LAS HOJAS DE GRAMÍNEAS

Después del descubrimiento de la vía C_4 de la fotosíntesis en la caña de azúcar (ver página 106) se realizaron numerosos estudios dedicados a la anatomía comparativa de las hojas de gramíneas en relación con las vías de la fotosíntesis. Se descubrió que las hojas de las gramíneas C_3 y C_4 tienen diferencias anatómicas bastante claras. Por ejemplo, en las hojas de las gramíneas C_4, las células del mesofilo y las de la vaina vascular forman por lo general dos capas concéntricas alrededor de los haces vasculares, como se puede ver en las secciones transversales de estas hojas (Figura 22-25). Las células compactamente dispuestas de la vaina vascular de las gramíneas C_4 son grandes células parenquimáticas que contienen muchos cloroplastos grandes y conspicuos. Esta disposición concéntrica de las capas del mesofilo y de la vaina vascular se denomina anatomía Kranz (de la palabra alemana que significa "corona").

Por el contrario, en las hojas de las gramíneas C_3 las células del mesofilo y las de la vaina vascular no están dispuestas concéntricamente. Además, las relativamente pequeñas células parenquimáticas de las vainas vasculares de estas plantas tienen cloroplastos bastante más pequeños y si se observan con poco aumento parecen vacías y de color claro. Por lo general, en las gramíneas C_3 también existe una vaina interna más o menos gruesa denominada vaina del mestoma (Figura 22-26).



22-25
Sección transversal de una hoja de caña de azúcar (Saccharum officinarum). *Como es típico en las gramíneas C_4, las células del mesofilo, grandes y ricas en clorofila, están dispuestas radialmente alrededor de las vainas vasculares.*

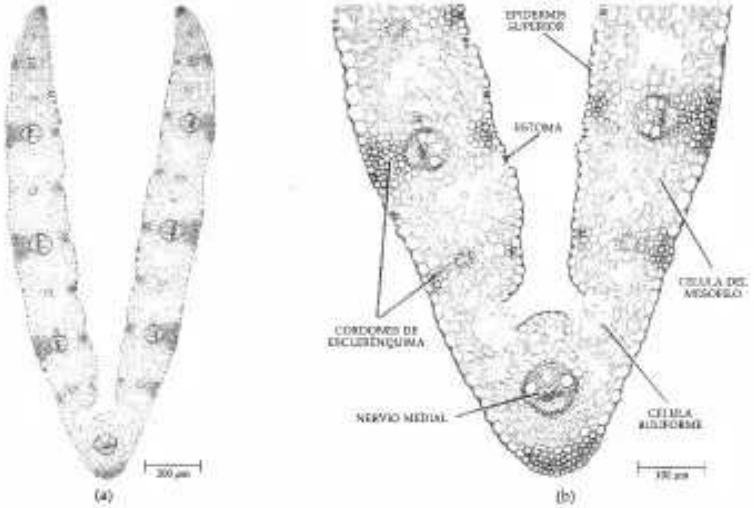


22-26
Sección transversal de una hoja de trigo (Triticum aestivum). *Como es típico en las gramíneas C_3 las células del mesofilo no están dispuestas radialmente alrededor de las vainas vasculares. En las hojas de trigo tales vainas están constituidas por dos capas de células, una externa formada por células parenquimáticas de paredes relativamente delgadas y una interna, llamada vaina del mestoma, de células de paredes gruesas.*

la hoja que contiene el nervio medial. En la hoja de las gramíneas el mesofilo no está diferenciado en parénquima en empalizada y en parénquima esponjoso.

buliformes –grandes células epidérmicas que desempeñan un importante papel en el enrollamiento y desenrollamiento de las hojas. En la

de estas células presumiblemente causaría el desablamiento de la hoja.



Otra importante diferencia estructural entre las hojas de gramíneas C_3 y C_4 son sus distancias entre nervios, es decir, las distancias existentes entre vainas de los haces conductores adyacentes. En las gramíneas C_4 existen sólo de dos a cuatro células del mesofilo entre vainas vasculares adyacentes; en las gramíneas C_3 hay más de 4 células del mesofilo entre vainas adyacentes (en uno de los estudios realizados el promedio es de 12 células en las especies C_3).

Las hojas de las plantas C_4 generalmente exportan productos de la fotosíntesis de una forma más rápida y completa que las de las plantas C_3. Se desconocen las razones de estas diferencias, pero se ha sugerido que las diferencias en las distancias físicas entre las células del mesofilo y el floema de los haces vasculares puede influir en la velocidad de incorporación de los productos de la fotosíntesis en el interior de los tubos cribosos.

La epidermis de las gramíneas está constituida por toda una serie de tipos de células. La mayoría de las células epidérmicas son estrechas y alargadas. Algunas, denominadas *células buliformes* son significativamente grandes, se disponen en hileras longitudinales y se cree que intervienen en el mecanismo de pliegue o enrollamiento, así como de despliegue y desenrollamiento de las hojas (Figura 22-27). Las células oclusivas de pared gruesa de los estomas están asociadas a unas células accesorias (Figura 22-27; ver también Figura 20-20, página 395).

DESAROLLO DE LA HOJA

En la mayoría de las angiospermas la primera evidencia estructural de la iniciación de la hoja es la aparición de divisiones periclinales debajo de la protodermis en la región periférica del extremo del vástago. La combinación del incremento de tamaño de las células y las divisiones subsiguientes produce en seguida la formación de unas *protuberancias foliares* (Figura 22-28a) que actúan como centros de actividad mitótica, y que se establecen en el momento preciso y en el lugar exacto del ápice respecto de la posición de las hojas que se iniciaron previamente. Antes o durante la formación de estas protuberancias aparece un cordón de procámbium por debajo del joven primordio foliar.

Al continuar su crecimiento hacia arriba, las protuberancias foliares dan lugar a una estructura erecta y con

formas de clavija: el *primordio foliar* (Figura 22-28b). En las dicotiledóneas esta estructura pronto desarrolla regiones de actividad meristemática aproximadamente en lados opuestos de su eje. Estas regiones, que iniciarán la formación del limbo de la hoja, reciben el nom-

gruesos que parten del nervio principal, o nervio medial, del limbo (Figura 22-29). Los nervios más pequeños de la hoja se inician en el extremo de la misma. Se forman desde el extremo hasta la base de la hoja en continuidad con los nervios mayores. Por tanto, el

hoja compuesta bipinnada. Por debajo del ápice, aparecen protuberancias a ambos lados del raquis –primero en la base y a continuación en series hacia el extremo– las cuales dan lugar a los folíolos. A partir de las primeras se forman nuevas protuberancias, que a su

página 457). Los factores hormonales relacionados con la abscisión se discuten en el capítulo 24.

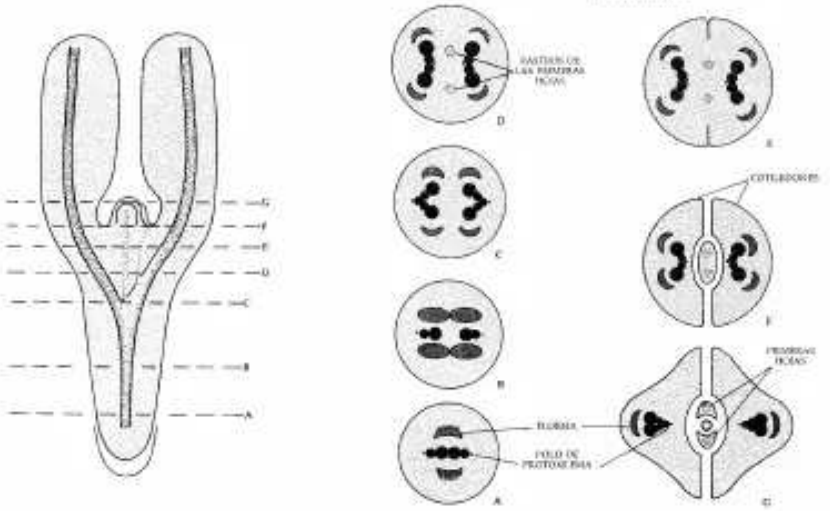
TRANSICIÓN ENTRE LOS

bre de *meristemas marginales* (Figuras 22-29 y 22-30).

El crecimiento apical del primordio foliar es de corta duración. La expansión y el incremento en longitud de la hoja tiene lugar en gran parte mediante *crecimiento intercalar*, es decir, mediante divisiones celulares y aumento del tamaño de las células. Tales procesos tienen lugar en todo el limbo, siendo el aumento del tamaño de las células el principal causante de dicho crecimiento. Durante el desarrollo temprano de la lámina se diferencian un cierto número de capas de células del mesofilo como resultado de la actividad del meristema marginal, si bien este número de capas puede aumentar durante el desarrollo posterior. Las diferencias existentes en las tasas de división celular y en el crecimiento celular que se dan en las distintas capas del limbo provocan la formación de numerosos espacios intercelulares y da lugar a la típida forma del mesofilo de la hoja. En general, la hoja cesa su crecimiento primero en el ápice y posteriormente en la base. Comparado con el crecimiento del tallo, el crecimiento de la mayoría de las hojas es de corta duración. El crecimiento ilimitado o prolongado de los meristemas vegetativos apicales recibe el calificativo de *indeterminado*, mientras que el tipo de crecimiento restringido que se da en la hoja y en los ápices florales recibe el nombre de *determinado*.

Conforme el primordio foliar se alarga, el cordón de procámbium existente por debajo se desarrolla y penetra en él (Figura 22-28c), continuándose en los nervios extremo de la hoja es la región que primero posee un sistema completo de nervios. Este desarrollo es un reflejo de la maduración global de la hoja, la cual tiene lugar desde el extremo hacia la base.

La Figura 22-31 proporciona visiones tridimensionales del ápice del vástago y de algunos estadios iniciales del desarrollo de la hoja del apio (*Apium graveolens*). Los primordios foliares y las hojas jóvenes están dispuestos helicoidalmente en el ápice del vástago, con las hojas más jóvenes en las posiciones más próximas al centro del brote. En la Figura 22-31a se pueden apreciar dos protuberancias foliares, arriba a la izquierda y a la derecha, cerca del centro del ápice. Cuando surge desde la protuberancia, el primordio foliar se ensancha tomando una forma similar a la de un caparazón, mientras que el vigoroso crecimiento de su ápice durante un corto periodo de tiempo da lugar a la porción que corresponde al pecíolo-raquis de lo que será una



22-33
La zona de transición –la conexión entre la raíz y los cotiledones– en plántulas de una dicotiledónea con raíz diarca. En la raíz el sistema vascular primario está representado por un único cilindro de tejido vascular. En el eje hipocótilo-raíz, el sistema vascular se ramifica y diverge en los cotiledones, de forma que el xilema y el floema quedan reorientados respecto al eje hipocótilo-raíz.

vez se convierten en lóbulos de los folíolos primarios o bien en folíolos secundarios claramente diferenciados. En la Figura 22-31b puede apreciarse cómo éstos surgen desde los folíolos primarios de una hoja rudimentaria, relativamente grande. Cada folíolo se asemeja en su desarrollo a una hoja simple.

Hojas de sol y hojas de sombra

Hay factores ambientales, especialmente la luz, que pueden tener efectos sustanciales en el desarrollo del tamaño y grosor de las hojas. En muchas especies, las hojas que crecen bajo altas intensidades de luz –las llamadas *hojas de sol*– son más pequeñas y más gruesas que las llamadas *hojas de sombra*, que se forman en condiciones de baja intensidad lumínica. El mayor grosor de las hojas de sol se debe principalmente a un mayor desarrollo del parénquima en empalizada. El sistema vascular de las hojas de sol es mayor y las paredes de sus células epidérmicas son más gruesas que las de las hojas de sombra. Además, la relación entre la superficie interna del mesofilo respecto al área del limbo foliar es mucho mayor en las hojas de sol. Una consecuencia de estas diferencias es que, aunque ambos tipos de hojas tienen tasas fotosintéticas similares a bajas intensidades de luz, las hojas de sombra no están adaptadas a altas intensidades lumínicas y consecuentemente tienen un máximo fotosintético considerablemente inferior en condiciones de alta iluminación.

Puesto que las intensidades de luz presentan una gran variación en las diferentes partes de la copa de los árboles, es posible encontrar formas extremas de hojas de sol y de hojas de sombra en la misma planta. En los arbustos y en las plantas herbáceas también se encuentran ambos tipos de hojas. La formación de hojas de sol y de sombra puede ser inducida haciendo crecer a la planta en condiciones de alta o baja intensidad de luz.

ABSCISIÓN FOLIAR

En la mayoría de las plantas, la separación normal de la hoja del tallo –el proceso de la *abscisión*– viene precedida por ciertos cambios estructurales y químicos cerca de la base del pecíolo (véase página 479). Tales cambios provocan la formación de una *zona de abscisión* (Figura 22-32). En las dicotiledóneas leñosas se pueden distinguir dos capas en la zona de abscisión: una capa de separación (abscisión) y una capa de protección. La capa de separación está formada por células relativamente cortas con paredes celulares delgadas que hacen que esta zona sea estructuralmente débil. La capa de protección se forma por la deposición de suberina en las paredes celulares y en los espacios intercelulares que se encuentran debajo de la capa de separación. Después de la caída de las hojas, la capa de protección forma la *cicatriz foliar* en el tallo (véase Figura 23-18,

TRANSICIÓN ENTRE LOS SISTEMAS VASCULARES DE LA RAÍZ Y EL VÁSTAGO

Como ya se ha discutido en capítulos anteriores, la distinción entre los órganos vegetales se basa principalmente en la distribución relativa de los tejidos vascular y fundamental. Por ejemplo, en las raíces de las dicotiledóneas los tejidos vasculares forman generalmente un cilindro sólido rodeado de corteza. Además, los cordones de floema primario alternan con las crestas radiales del xilema primario. Por el contrario, en el tallo los tejidos vasculares forman a menudo un cilindro de cordones discretos alrededor de una médula, con el floema en el exterior de los haces vasculares y el xilema en el interior. Obviamente, en alguna parte del eje primario de la planta, el tipo de estructura que se encuentra en la raíz debe cambiar al tipo de estructura que se encuentra en el vástago. Este cambio es gradual, y la región del eje vegetal en que se produce se denomina *región de transición*.

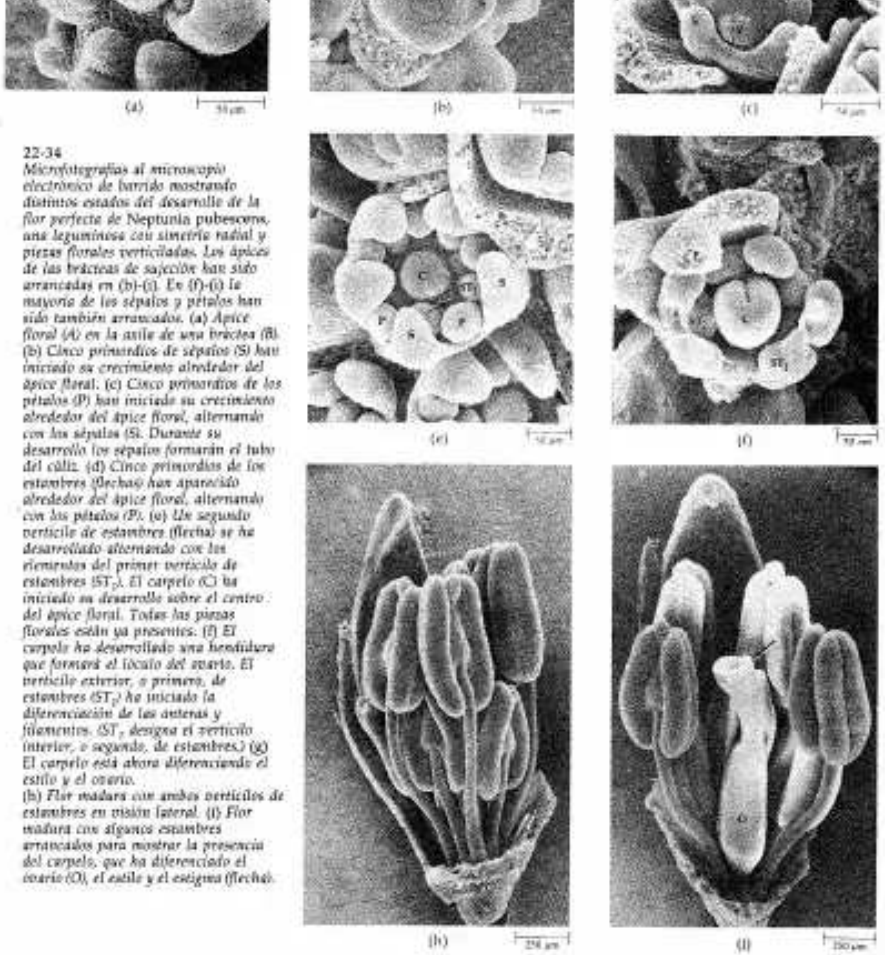
Como se describe en el Capítulo 19, durante el desarrollo del embrión, el vástago y la raíz se inician como una estructura única y continua. En consecuencia, la transición vascular sucede en el eje del embrión o en la plántula joven. La transición se inicia durante la aparición del sistema procambial en el embrión y se completa con la diferenciación de los tejidos del procámbium diversamente distribuidos en la plántula. La continuidad vascular entre la raíz y el vástago se mantiene a lo largo de toda la vida de la planta.

La estructura de la región de transición puede ser muy compleja, y varía mucho según el tipo de planta. En la mayoría de las gimnospermas y dicotiledóneas, la transición vascular tiene lugar entre la raíz y los cotiledones. La Figura 22-33 describe un tipo de región de transición habitual en las dicotiledóneas. Obsérvese la estructura diarca (con dos polos de protoxilema) de la raíz; la ramificación y reorientación del xilema y floema primarios, que en la parte superior del eje provoca la formación de una médula; y los rastros de las primeras hojas del epicótilo.

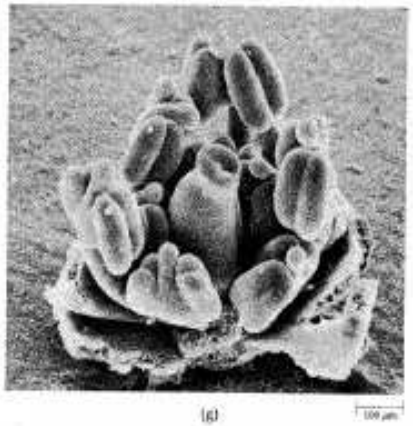
DESARROLLO DE LA FLOR

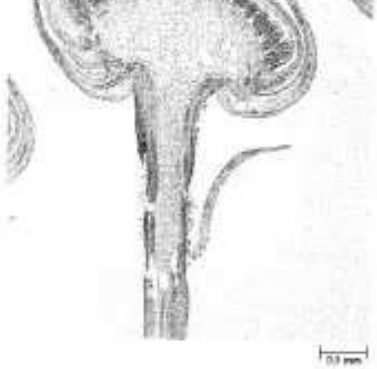
El desarrollo de la flor o de la inflorescencia culmina la actividad meristemática del ápice del vástago vegetativo.

Durante la transición a la floración, el ápice del vástago sufre toda una secuencia de cambios estructurales y fisiológicos que lo transforman en un ápice reproductivo. Consecuentemente, la floración puede considerarse un estadio en el desarrollo del ápice del vástago y de la planta como un todo. Puesto que el ápice reproductivo exhibe un determinado modelo de crecimiento, la floración de las plantas anuales indica que éstas se acercan al cumplimiento de su ciclo vital.

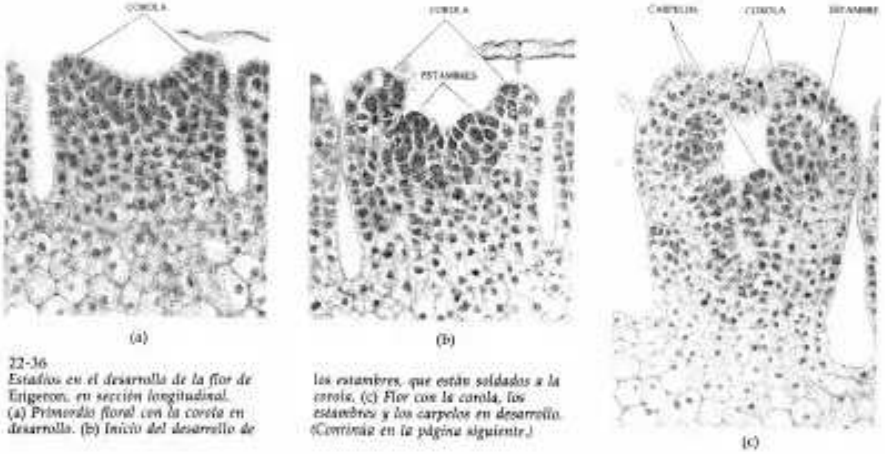


22-34
Microfotografías al microscopio electrónico de barrido mostrando distintos estados del desarrollo de la flor perfecta de Neptunia pubescens, *una leguminosa con simetría radial y piezas florales verticiladas. Los ápices de las brácteas de sujeción han sido arrancadas en (b)-(i). En (f)-(i) la mayoría de los sépalos y pétalos han sido también arrancados. (a) Ápice floral (A) en la axila de una bráctea (B). (b) Cinco primordios de sépalos (S) han iniciado su crecimiento alrededor del ápice floral. (c) Cinco primordios de los pétalos (P) han iniciado su crecimiento alrededor del ápice floral, alternando con los sépalos (S). Durante su desarrollo los sépalos formarán el tubo del cáliz. (d) Cinco primordios de los estambres (flechas) han aparecido alrededor del ápice floral, alternando con los pétalos (P). (e) Un segundo verticilo de estambres (flecha) se ha desarrollado alternando con los elementos del primer verticilo de estambres (ST_1). El carpelo (C) ha iniciado su desarrollo sobre el centro del ápice floral. Todas las piezas florales están ya presentes. (f) El carpelo ha desarrollado una hendidura que formará el lóculo del ovario. El verticilo exterior, o primero, de estambres (ST_2) ha iniciado la diferenciación de las anteras y filamentos. (ST_1 designa el verticilo interior, o segundo, de estambres.) (g) El carpelo está ahora diferenciando el estilo y el ovario.*
(h) Flor madura con ambos verticilos de estambres en visión lateral. (i) Flor madura con algunos estambres arrancados para mostrar la presencia del carpelo, que ha diferenciado el ovario (O), el estilo y el estigma (flecha).





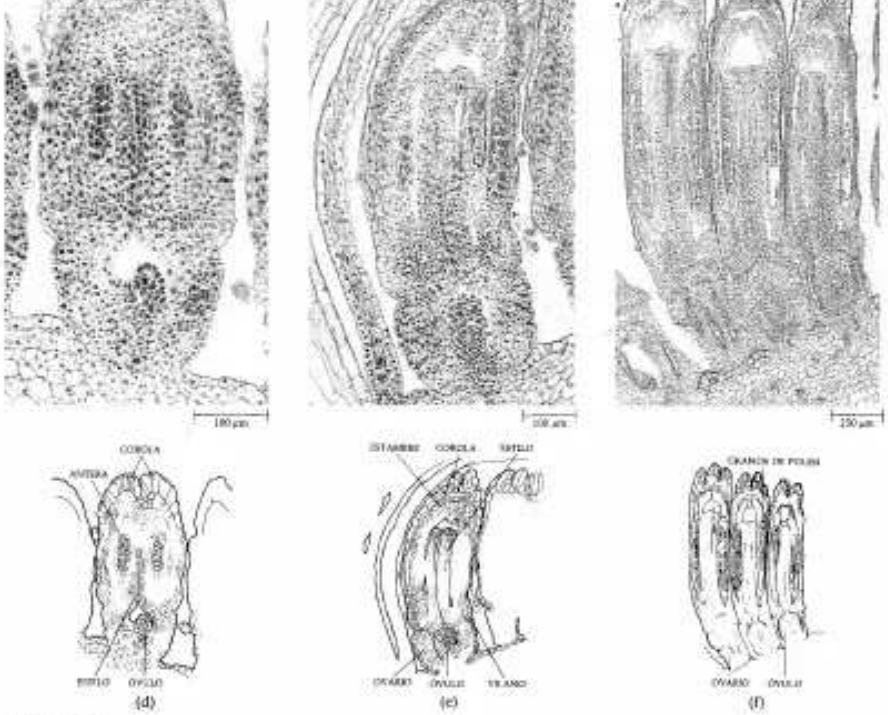
22-35
Sección longitudinal de una inflorescencia joven de Erigeron, *un miembro de las Asteraceae. La inflorescencia contiene numerosos primordios florales. Los primordios florales más viejos se encuentran en la periferia de la inflorescencia, los más jóvenes se encuentran en el centro.*



22-36
Estadios en el desarrollo de la flor de Erigeron, *en sección longitudinal. (a) Primordio floral con la corola en desarrollo. (b) Inicio del desarrollo de los estambres, que están soldados a la corola. (c) Flor con la corola, los estambres y los carpelos en desarrollo.*
(Continúa en la página siguiente.)

DIMORFISMO FOLIAR EN LAS PLANTAS ACUÁTICAS

En el medio ambiente natural, las hojas de las plantas



(Continuación)

(d) y (e) Flores con los óvulos y los estilos en desarrollo. Los dos carpelos abovedan la cavidad que contiene el óvulo y se prolongan en un sólido estilo con un estigma bilobado. El cáliz, o vilano, se desarrolla aproximadamente al mismo tiempo que las anteras, aunque más lentamente. (f) Flores alcanzando la madurez. Los granos de polen pueden ahora verse en las anteras. Obsérvese que la flor de Erigeron *posee un ovario ínfero.*

Contrariamente, la floración de las perennes puede repetirse. Se sabe que varios factores ambientales, incluidos la longitud del día y la temperatura, están implicados en la inducción de la floración (véase Capítulo 25).

La transición entre un ápice vegetativo y uno floral está a menudo precedida por una elongación de los entrenudos y por un desarrollo prematuro de las yemas laterales situadas bajo el ápice del vástago. El ápice sufre un incremento acusado de la actividad mitótica, acompañado por cambios en las dimensiones y la organización: de un ápice relativamente pequeño con una organización tipo túnica-corpus surge un ápice grande y cupuliforme.

La iniciación y los primeros estadios del desarrollo de los sépalos, los pétalos, los estambres y los carpelos son muy similares a los de las hojas. Habitualmente, la

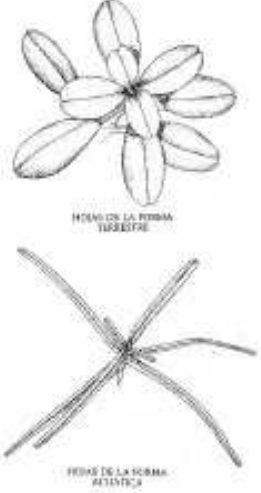
comunes es la formación de *zarcillos*, que ayudan al soporte. Algunos zarcillos son tallos modificados. En la hiedra (*Hedera*), por ejemplo, los zarcillos producen en sus extremos unas estructuras dilatadas en forma de tarra que sirven de soporte. Los zarcillos de la vid (*Vitis*)

fanerógamas acuáticas pueden desarrollar dos morfologías distintas. Bajo el agua se desarrollan como estructuras estrechas y a menudo altamente seccionadas (formas acuáticas), y por encima de la superficie del agua adoptan la forma de las hojas ordinarias (formas terrestres). Es posible forzar a las hojas inmaduras a desarrollar una forma atípica para un ambiente dado aplicando algún tratamiento particular.

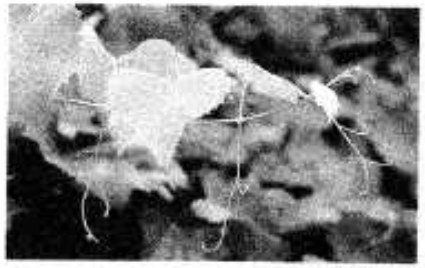
Durante un reciente estudio de la planta acuática *Callitriche heterophylla*, se vio que la hormona vegetal giberelina inducía a los vástagos de crecimiento aéreo (emergentes) a desarrollar hojas de forma acuática. El ácido abcísico, otra hormona vegetal (véase Capítulo 24), conducía a la formación de hojas de tipo terrestre en los vástagos sumergidos. Las altas temperaturas o la adición del alcohol manitol al agua también provocaba que los vástagos sumergidos formasen hojas de forma terrestre.

En la naturaleza, la presión de turgencia de las hojas sumergidas (forma acuática) es relativamente alta, mientras que la de las emergentes (forma terrestre) es relativamente baja. Los valores bajos de las hojas emergentes pueden deberse en parte a la pérdida de vapor de agua durante la transpiración a través de los numerosos estomas de las superficies de las hojas. Asociado con las altas presiones de turgencia de las hojas en desarrollo en su forma acuática, las hojas maduras poseen células epidérmicas largas.

El ácido giberélico (giberelina) causa la elongación de las células de las hojas emergentes por un incremento en la toma de agua y, por consiguiente, de la presión de turgencia. En la madurez estas hojas poseen todas las características de las formas acuáticas típicas, incluyendo las largas células epidérmicas. La limitada expansión celular en los vástagos acuáticos expuestos al ácido abcísico o a altas temperaturas aparentemente no era el resultado de una baja turgencia; en cambio, las células tratadas se volvían menos productivas y aunque existía una elevada turgencia ésta no era capaz de provocar la expansión celular. Los vástagos acuáticos que crecen en una solución de manitol presentan una presión de turgencia similar al de los controles emergentes y producen hojas con células epidérmicas cortas.



Los resultados de estos experimentos sugieren que la magnitud relativa de la presión de turgencia celular determina la forma y el tamaño final de las hojas de *Callitriche heterophylla*. Por lo tanto, la simple presencia o ausencia de agua alrededor de las hojas en desarrollo asegura que la hoja se adapte correctamente a vivir dentro o fuera del agua.



22-37
Los zarcillos de la vid (Vitis) *son tallos modificados.*

iniciación de las piezas florales comienza con los sépalos, seguido de los pétalos, luego los estambres y finalmente los carpelos (Figura 22-34). Este orden de aparición de las piezas florales puede verse modificado en algunas flores, pero siempre poseen la misma relación espacial entre sí (Figuras 22-35 y 22-36). Las piezas florales pueden permanecer separadas durante su desarrollo, o pueden unirse piezas de un mismo verticilo (coalescencia) o de verticilos diferentes (concrescencia).

La estructura básica de la flor y de alguna de sus variaciones se discutió en el Capítulo 18.

MODIFICACIONES DEL TALLO Y LAS HOJAS

Los tallos y las hojas pueden sufrir ciertas modificaciones y pasar a realizar funciones bastante distintas de las que habitualmente desempeñan estos dos componentes del vástago. Una de las modificaciones más

CONVERGENCIA EVOLUTIVA

Fuerzas selectivas comparables, que actúan sobre plantas de

exclusivamente en el Nuevo Mundo. Los miembros

22-38
Las débiles ramas de la espárraguera comestible común (Asparagus officinalis) parecen hojas. Estos tallos modificados se denominan cladodios.

22-39
Las ramas del cacto sin espinas Epiphyllum *parecen hojas pero en realidad son tallos modificados denominados cladodios.*

(a) Espinas, *como las de este* Ferocactus melocactiformis, *son hojas modificadas.* (b) *Las espinas caulinares son ramas modificadas nacen en las axilas de las hojas, como las de esta fotografía del* Crataegus sp.

(Figura 22-37), así como los de la viña virgen (*Parthenocissus quinquefolia*) son tallos modificados que se enrollan alrededor de una estructura de soporte. En la vid, los zarcillos producen a veces pequeñas hojas o flores.

La mayoría de los zarcillos son modificaciones foliares. En las leguminosas, como el guisante (*Pisum sativum*), los zarcillos constituyen la parte terminal de la hoja pennaticompuesta (Figura 22-15). Sólo algunas leguminosas forman zarcillos. Una leguminosa, el cacahuete o maní (*Arachis hypogaea*), posee otra interesante adaptación. Después de la fertilización, los estambres y la corola de la flor caen, y el entrenudo existente entre el ovario y el receptáculo empieza a alargarse. Con la continua elongación, el pedúnculo se incurva hacia abajo y entierra el fruto en desarrollo varios centímetros en el suelo, donde madura. Si el ovario no es enterrado, se marchita y no madura.

Las ramas que adoptan la forma o que se parecen mucho a las hojas se denominan *cladodios*. Las delgadas ramas de la espárraguera (*Asparagus officinalis*), parecidas a las hojas son un ejemplo de *cladodios* (Figura 22-38). Los gruesos y carnosos vástagos ("espárragos") aéreos de la espárraguera son la parte comestible de la planta. Las escamas de los espárragos son las verdaderas hojas. Si se deja crecer la planta de espárraguera, los cladodios se desarrollan en las axilas de las pequeñas e inconspicuas escamas y actúan como órganos fotosintéticos. En algunos cactos las ramas parecen hojas (Figura 22-39).

En algunas plantas las hojas se modifican en forma de espinas, que son duras, secas y no fotosintéticas. Frecuentemente no se hace distinción entre los términos "espina foliar" y "espina caulinar", pero técnicamente las espinas caulinares son ramas modificadas que nacen de las axilas de las hojas (Figura 22-40). Otro término que comúnmente se confunde con espina es el de "aguijón". Un aguijón, sin embargo, no es ni un tallo ni una hoja sino que es una excrescencia más o menos aguda y delgada de la corteza y de la epidermis. Las espinas de los tallos de rosa son aguijones. Las tres estructuras –espinas foliares, espinas caulinares y aguijones– pueden servir de estructuras defensivas, reduciendo la predación por los herbívoros (animales que se alimentan de plantas). En una particular interacción planta-herbívoro, las espinas de algunas acacias ofrecen refugio a hormigas las cuales matan a otros insectos que intenten alimentarse de la planta (véase página 654).

Una de las más espectaculares modificaciones o especializaciones de las hojas se da en las plantas carnívoras, como los nepentes o plantas en forma de jarra, los rosolis, y los atrapamoscas, que capturan los insectos y los digieren mediante enzimas que segregan las plantas. Los nutrientes obtenidos son absorbidos por la planta (véase Capítulo 26).

habitats similares pero de distintas partes del mundo, provocan a menudo que especies sin relación alguna adopten apariencias similares. El proceso por el cual esto tiene lugar se denomina convergencia evolutiva.

Consideremos algunas de las adaptaciones características de las plantas de ambientes desérticos: suculencia, tallos columnares (lo que favorece la capacidad de almacenar agua), espinas de protección y hojas reducidas. Tres familias distintas de fanerógamas –la familia de las lechetreznas (Euphorbiaceae), la familia de los cactos (Cactaceae) y la familia de las Asclepiadaceae– poseen miembros que han evolucionado en este sentido. Los representantes cactiformes de las lechetreznas y asclepiadáceas han evolucionado de plantas frondosas muy distintas unas de otras.

Los cactos nativos se encuentran (con una excepción) suculentos comparables de las lechetreznas y asclepiadáceas viven principalmente en las regiones desérticas de Asia y particularmente de África, donde juegan un papel ecológico similar al de los cactos del Nuevo Mundo.

Aunque las plantas ilustradas –(a) *Euphorbia*, un miembro de la familia de las lechetreznas; (b) *Echinocereus*, un cacto; (c) *Hoodia*, una asclepiadácea suculenta– realizan la fotosíntesis CAM, las tres están relacionadas y han derivado de plantas con fotosíntesis C_3, lo que indica que las adaptaciones fisiológicas implicadas en la fotosíntesis CAM son también el resultado de una convergencia evolutiva (véase página 111).

(a)

(b)

(c)

Los pedúnculos foliares, o peciolos, de algunas plantas son bastante gruesos y carnosos. El apio (*Apium graveolens*) y el ruibarbo (*Rheum rhaponticum*) son buenos ejemplos.

Almacenamiento de agua: Suculencia

Almacenamiento de reservas

Los tallos, igual que las raíces, sirven para el almacenamiento de reservas. Probablemente el tipo más familiar de tallo especializado en el almacenamiento es el *tubérculo*, cuyo mejor ejemplo es la patata o papa (*Solanum tuberosum*). En la patata, los tubérculos nacen en el

22-41
Patatera o mata de papa (Solanum tuberosum), *con tubérculos adheridos al rizoma, o tallo subterráneo.*

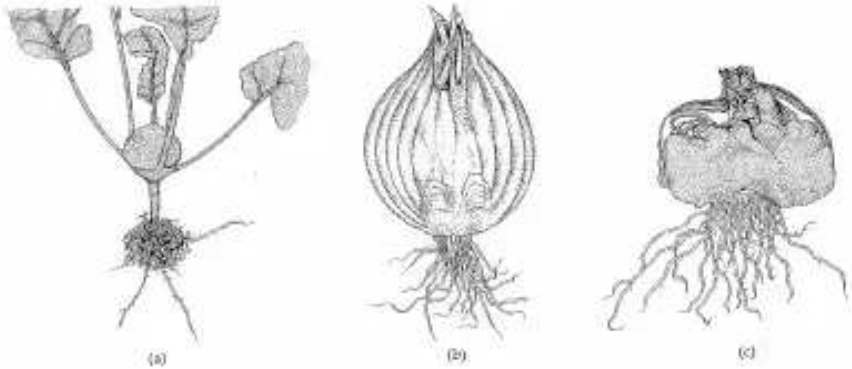
extremo de los *estolones* (delgados tallos que crecen a lo largo de la superficie del suelo) de las plantas nacidas de una semilla. Sin embargo, cuando se usan secciones de los tubérculos para la propagación, los tubérculos nacen en los extremos de los largos y delgados *rizomas*, o tallos subterráneos (Figura 22-41). Exceptuando el tejido vascular, la mayoría de la masa del tubérculo situada bajo la periderm is ("piel") es parénquima de almacenamiento. Los conocidos "ojos" de las patatas son depresiones que contienen grupos de yemas. La depresión es la axila de una hoja escuamiforme.

Un bulbo es una gran yema formada por un pequeño tallo cónico con numerosas hojas modificadas unidas a él. Las hojas son escuamiformes y contienen bases engrosadas que almacenan sustancias de reserva. De la base del tallo nacen raíces adventicias. Ejemplos típicos de plantas con bulbos son la cebolla (Figura 22-42b) y el lirio.

Aunque en apariencia similares a los bulbos, los *cormos*, también denominados bulbos sólidos o macizos, están básicamente formados por tejidos del tallo. Sus hojas son habitualmente finas y mucho menores que las de los bulbos; por consiguiente, las reservas almacenadas en el cormo lo son en el tallo carnoso. Algunas plantas bien conocidas, como el gladiolo (Figura 22-42c), el azafrán y el ciclamen o pamporcino producen cormos.

El colinabo (*Brassica oleracea* var. *caulorapa*) es un ejemplo de una planta comestible con un tallo carnoso de almacenamiento. El corto y ancho tallo se eleva por encima del suelo y lleva algunas hojas con base muy ensanchada (Figura 22-42a). La col o repollo (*Brassica oleracea* var. *capitata*) está estrechamente emparentada con el colinabo. La llamada "cabeza" de la col consiste en un corto tallo con numerosas hojas gruesas imbricadas. Además de la yema terminal, dentro de la cabeza podremos encontrar algunas yemas axilares bien desarrolladas.

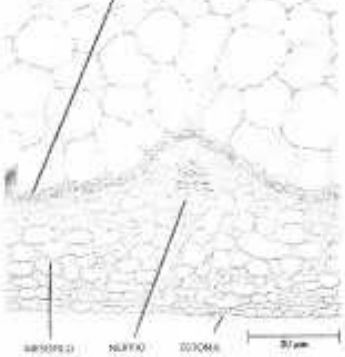
22-42
Ejemplos de tallos y hojas modificados. (a) *El tallo carnoso de almacenamiento del colinabo* (Brassica oleracea var. caulorapa). (b) *Un bulbo de cebolla* (Allium cepa), *que está formado por un tallo cónico rodeado de hojas escuamiformes llenas de sustancias de reserva. Las hojas son la parte comestible de la cebolla.* (c) *Un cormo o bulbo macizo de gladiolo* (Gladiolus grandiflorus), *que es un tallo carnoso con hojas pequeñas y delgadas.*



CAPÍTULO 23

Las plantas suculentas son plantas con tejidos jugosos, esto es, tejidos especializados en el almacenamiento de agua. La mayoría de tales plantas, como los cactos de los desiertos americanos, las *Euphorbia* de apariencia similar de los desiertos africanos (véase "Convergencia evolutiva", página 443), y la pita o fique (*Agave*), crecen habitualmente en regiones áridas, donde la capacidad para almacenar agua es necesaria para su supervivencia. Los tallos verdes y carnosos de los cactos sirven como órganos fotosintéticos y de almacenamiento. Los tejidos de almacenamiento de agua están formados por grandes células parenquimáticas de pared delgada y sin cloroplastos.

En la pita, las hojas son suculentas. Como en los tallos suculentos, las células parenquimáticas no fotosintéticas del tejido fundamental constituyen el tejido de almacenamiento de agua. Otros ejemplos de plantas con hojas suculentas son la escarchada (*Mesembryanthemum crystallinum*), el pan de cuco o chupahuevos (*Sedum*), y algunas especies de *Peperomia*. En la escarchada, las grandes células epidérmicas con apéndices (tricomas), llamadas vesículas acuíferas, que superficialmente parecen perlas de hielo, tienen una función de almacenamiento de agua (véase Figura 20-22c, página 396). Las células almacenadoras de agua de las hojas de *Peperomia* forman parte de la epidermis múltiple (de varias capas) derivada por divisiones anticlinales de la protodermis (Figura 22-43).



22-43
Sección transversal de un limbo foliar de Peperomia. La epidermis gruesa y múltiple, visible en la superficie superior, probablemente funciona como tejido de reserva de agua.

RESUMEN

Los ápices vegetativos de la mayoría de las fanerógamas presentan un tipo de organización de túnica-cuerpo que consiste en una o más capas periféricas de células (la túnica) y una interior (el cuerpo). Aunque los tejidos primarios del tallo pasan a través de periodos de crecimiento similares a los de la raíz, el tallo no puede dividirse en regiones de división celular, de elongación y de maduración como las raíces. El tallo incrementa su longitud sobre todo por elongación internodal.

Como en la raíz, el meristema apical del vástago da origen a la protodermis, al meristema fundamental y al procambium, los cuales desarrollan los tejidos primarios. Existen tres variaciones básicas del tallo por lo que respecta a la distribución relativa de los tejidos vasculares fundamental y primario: los tejidos primarios pueden desarrollarse (1) como un cilindro hueco más o menos continuo, (2) como un cilindro de cordones discretos; o (3) como un sistema de cordones dispersos a través del tejido fundamental. Independientemente del tipo de organización, el floema se localiza comúnmente hacia afuera del xilema.

La mayoría de las hojas de las dicotiledóneas están compuestas por un limbo y un pecíolo. Los limbos de algunas hojas están divididos en folíolos. Los estomas son habitualmente más numerosos en el envés que en la haz (cara superior) de la hoja. El tejido fundamental, o mesofilo, de la hoja está especializado para efectuar la fotosíntesis y, en los mesófitos, se diferencia en un parénquima en empalizada y uno esponjoso. El mesofilo está atravesado por espacios intercelulares con aire y por haces conductores, que están compuestos por xilema y floema rodeados por una vaina vascular de tipo parenquimático. El xilema suele encontrarse en la cara superior del haz conductor, mientras que el floema se encuentra en la cara inferior.

En la mayoría de las monocotiledóneas, incluidas las gramíneas, la hoja está compuesta por un limbo y una vaina que rodea al tallo. Las hojas de las gramíneas C_3 y C_4 poseen bastantes diferencias anatómicas. La más notable de todas ellas es la presencia en las C_4 y la ausencia en las C_3 de una anatomía Kranz, esto es, aquella en que las células del mesofilo y las de la vaina están dispuestas en dos capas concéntricas alrededor del haz vascular.

Las hojas tienen su origen en la región periférica del ápice caulinar, y su posición sobre el tallo refleja el modelo de sistema vascular de ese tallo. Las hojas presentan un crecimiento limitado o determinado: esto es, su desarrollo es de una duración relativamente corta. Sin embargo, los ápices vegetativos del vástago pueden exhibir un crecimiento ilimitado o indeterminado. En muchas especies, las hojas que crecen bajo altas intensidades de luz son más pequeñas y gruesas que las que crecen bajo menores intensidades. Las primeras se denominan hojas de sol, y las segundas hojas de sombra.

En muchas plantas la abscisión foliar está precedida por la formación de una zona de abscisión en la base del pecíolo.

El cambio de estructura del tallo respecto al de la raíz tiene lugar en una región del eje vegetal del embrión y de la plántula denominada zona de transición.

En el momento de la floración, el ápice vegetativo caulinar se transforma directamente en un ápice reproductivo.

Los tallos, como las raíces, pueden actuar como lugares de almacenamiento de reservas. Ejemplos de tallos carnosos son los tubérculos, los bulbos y los cormos (o bulbos macizos). Las plantas que almacenan agua se denominan suculentas. El tejido almacenador de agua de las plantas suculentas está formado por grandes células parenquimáticas. Los tallos o las hojas o ambos pueden ser suculentos.

segunda estación de crecimiento se producen flores, frutos y semillas y la planta muere, con lo cual se completa el ciclo.

En las regiones templadas las plantas anuales y bie-

Crecimiento secundario

23-1
Una pacana (Carya ovata) *solitaria en condiciones invernales. Las plantas son capaces de adquirir tanta altura gracias a que sus raíces y tallos tienen la capacidad de crecer en grosor, esto es, de sufrir crecimiento secundario. La mayor parte del tejido que se produce de esta manera es xilema secundario, o madera, que no sólo conduce agua y sales minerales hacia los brotes más lejanos, sino que también da una gran consistencia a las raíces y a los tallos.*

En muchas plantas (por ejemplo, en la mayoría de las monocotiledóneas y en algunas dicotiledóneas herbáceas como *Ranunculus*) el crecimiento de una parte concreta del cuerpo vegetal cesa con la maduración de sus tejidos primarios. En el otro extremo tenemos a las gimnospermas y a las dicotiledóneas leñosas, cuyas raíces y tallos continúan creciendo en diámetro en zonas donde ya no se produce más elongación (Figura 23-1). Este incremento en grosor o en perímetro del cuerpo vegetal –llamado crecimiento secundario– es el resultado de la actividad de dos *meristemas laterales*: el *cámbium vascular* y el *cámbium suberógeno*.

Las hierbas, o plantas herbáceas, son plantas cuyos vástagos no sufren crecimiento secundario o lo hacen muy poco. En las regiones templadas el vástago o bien la planta entera, según las especies, sólo vive durante una estación. Las plantas leñosas (árboles y arbustos) pueden vivir muchos años. Al principio de cada estación de crecimiento se reanuda el crecimiento primario y, a través de la reactivación de los meristemas laterales, se añaden tejidos secundarios adicionales a las partes viejas de la planta. Aunque la mayoría de las monocotiledóneas carecen de crecimiento secundario, algunas (como las palmeras) pueden desarrollar tallos muy gruesos sólo mediante crecimiento primario (ver página 416).

A menudo, según sus ciclos estacionales de crecimiento, las plantas se clasifican en anuales, bienales y perennes. En las *anuales* –que incluyen muchas malas hierbas, flores silvestres, flores de jardín y hortalizas– el ciclo entero, desde la semilla hasta la planta vegetativa en estado de florecer y dar semillas otra vez, tiene lugar en una sola estación, que puede durar tan solo unas pocas semanas. Solamente la semilla en latencia hace de puente entre una estación de crecimiento y la siguiente.

En las *bienales* para que desde la germinación de una semilla se formen nuevas semillas se necesitan dos estaciones. La primera estación de crecimiento acaba con la formación de una raíz, un tallo corto y una roseta de hojas cerca de la superficie del suelo. En la

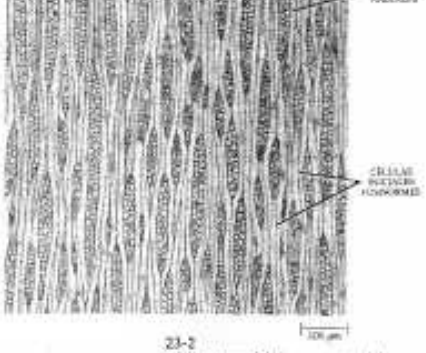
Las *perennes* son plantas cu[illegible] estructuras vegetativas viven años y años. Las plas[illegible]s herbáceas perennes pasan las estaciones desfavorables como raíces, rizomas, bulbos o tubérculos aletargados bajo tierra. En las plantas perennes leñosas, que comprenden a lianas, arbustos y árboles, las partes aéreas sobreviven, pero normalmente detienen su crecimiento durante las estaciones desfavorables. Las plantas perennes leñosas sólo florecen cuando son adultas, cosa que puede tardar muchos años en ocurrir. Por ejemplo, el castaño de Indias, *Aesculus hippocastanum*, no florece hasta que tiene unos 25 años. *Puya raimondii*, una planta emparentada con la piña americana que puede medir más de 10 metros de altura y que vive en los Andes, precisa unos 150 años para florecer. Muchas plantas leñosas son de hoja caduca, esto es, pierden todas sus hojas a la vez y, cuando la estación vuelve a ser favorable para el crecimiento, desarrollan nuevas hojas a partir de las yemas. En los árboles y los arbustos de hoja perenne las hojas también caen y se reemplazan, pero no lo hacen simultáneamente.

EL CÁMBIUM VASCULAR

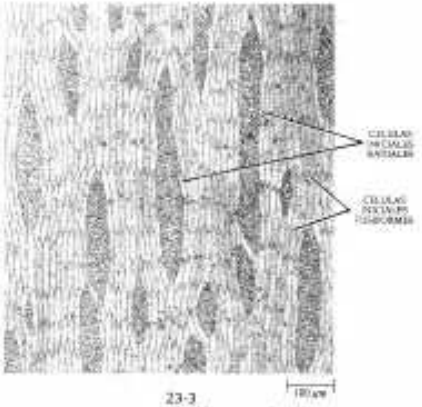
A diferencia de las células iniciales poliédricas de los meristemas apicales, que contienen un citoplasma denso y un núcleo grande, las células meristemáticas del cámbium vascular están altamente vacuoladas y presentan dos morfologías distintas: como células *iniciales fusiformes* alargadas verticalmente y como células *iniciales radiales* alargadas horizontalmente o más o menos cuadradas. Las iniciales fusiformes son más largas que anchas y en sección transversal aparecen en conjunto como baldosas o ladrillos. En el pino de Maine, *Pinus strobus*, las células iniciales fusiformes tienen una media de 3,2 milímetros de longitud; en el manzano, *Malus sylvestris*, de 0,53 milímetros (Figura 23-2) y en la falsa acacia, *Robinia pseudo-acacia*, 0,17 milímetros (Figura 23-3).

El xilema secundario y el floema secundario resultan de divisiones periclinales de las células cambiales iniciales y de sus células derivadas. En otras palabras, la pared que se forma entre las células cambiales iniciales en división es paralela a la superficie de la raíz o del tallo (Figura 23-4a). Si la derivada de una célula inicial queda hacia la cara externa de la raíz o del tallo se convierte en una célula floemática; si queda hacia la cara interna se convierte en una célula xilemática. De esta manera se forma una fila o hilera radial de células, larga y continua, que se extiende desde el cámbium inicial hasta el floema, hacia el exterior, y hasta el xilema, hacia el interior (Figura 23-5).

Las células floemáticas y xilemáticas producidas por las iniciales fusiformes tienen sus ejes longitudinales orientados verticalmente, y forman lo que se denomina



23-2
Visión tangencial de una parte del cámbium vascular del manzano (Malus sylvestris). *Las secciones tangenciales están hechas en ángulo recto respecto a los radios, por lo que aquí los radios aparecen en sección transversal. Un cámbium como éste, en el cual las células iniciales fusiformes no están dispuestas en hileras horizontales sobre las superficies tangenciales, es un cámbium vascular no estratificado.*



23-3
Cámbium vascular de la falsa acacia (Robinia pseudo-acacia) *en sección tangencial. Un cámbium como éste, en el cual las células iniciales fusiformes están dispuestas en hileras horizontales sobre las superficies tangenciales, es un cámbium estratificado.*

23-6). Poco después las células pericíclicas opuestas a los polos del protoxilema se dividen periclinalmente, y las células hijas internas pasan a formar parte del cámbium vascular. Entonces el cámbium rodea completa-

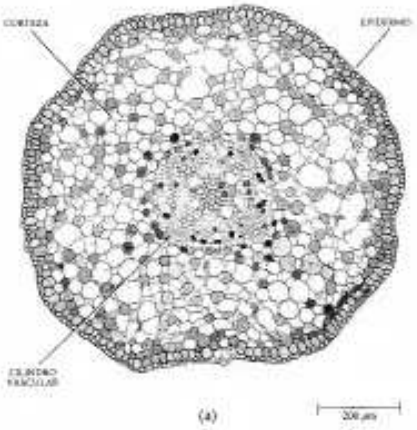
está dividiendo activamente, el cámbium se ha convertido en una capa circular externa y el floema primario ha quedado separado del xilema primario (Figura 23-6).

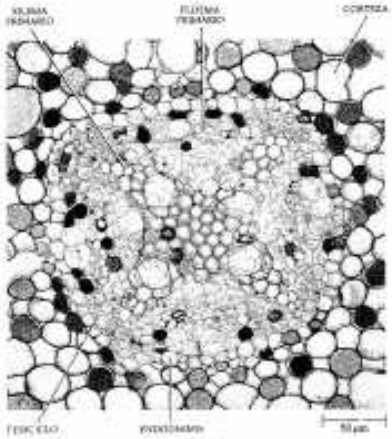
es esencialmente circular desde el inicio de su formación (ver Figura 23-6).

En los tallos leñosos la producción de xilema y floema secundarios conduce a la formación de un cilindro

Las Figuras 23-8 y 23-9 muestran un tallo de saúco canadiense (*Sambucus canadensis*) en dos fases de crecimiento secundario. (Ver páginas 418 y 419 para una descripción del crecimiento primario en el tallo de *Sam-*

Inmediatamente después de su formación el cámbium vascular opuesto a los haces de floema empieza a producir xilema secundario, y en el proceso los haces de floema primario quedan desplazados hacia el exterior respecto a las posiciones iniciales que ocupaban entre los surcos de xilema primario. Al mismo tiempo que el cámbium opuesto a los polos de protoxilema se



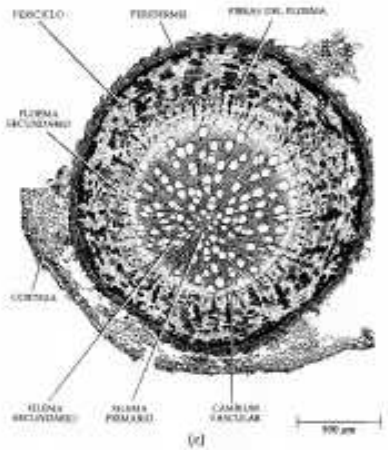


mediante repetidas divisiones hacia las dos caras, interna y externa, se añade xilema y floema secundarios a la raíz (Figuras 23-6 y 23-7). En algunas raíces el cámbium vascular derivado del pericicio forma radios anchos, mientras que en otras partes de los tejidos vasculares secundarios se producen radios más estrechos.

Con el incremento en grosor del xilema y del floema secundarios la mayor parte del floema primario queda aplastado y descompuesto. Las fibras floemáticas pueden ser los únicos componentes reconocibles que queden del floema primario.

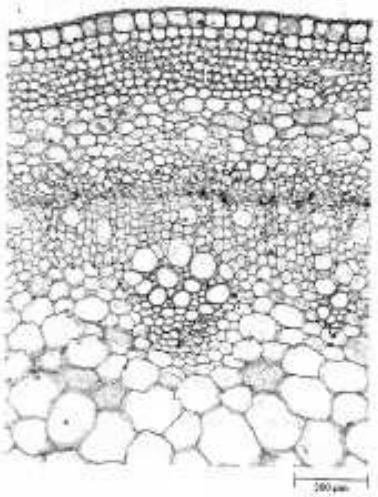
Tallo

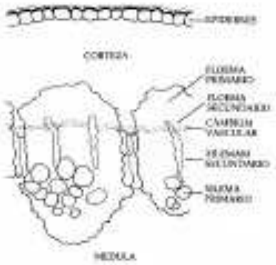
Como se ha mencionado previamente, el cámbium vascular del tallo procede del procámbium que queda indiferenciado entre el xilema y el floema primarios, así como del parénquima de las zonas interfasciculares. La porción de cámbium que se origina en los haces vasculares se denomina *cámbium fascicular* y la que se origina en las zonas interfasciculares, o radios medulares, recibe el nombre de *cámbium interfascicular*. El cámbium vascular del tallo, a diferencia del de la raíz,



23-7
Secciones transversales de raíz de sauce (Salix), *que se va haciendo leñosa.* (a) *Visión de una raíz que está a punto de acabar el crecimiento primario.* (b) *Detalle del cilindro vascular primario.* (c) *Visión de la raíz al final del primer año de crecimiento, mostrando el efecto del crecimiento secundario sobre el cuerpo vegetal primario.*

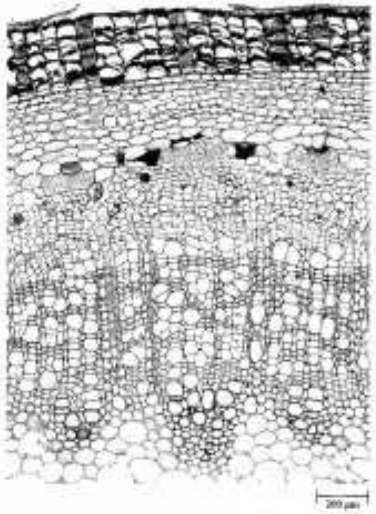
de tejidos vasculares secundarios, con los radios que se extienden atravesando el cilindro (Figura 23-6). Normalmente en el tallo se produce mucho más xilema secundario que floema secundario; esto también ocurre en la raíz. Como en la raíz, con el crecimiento secundario el floema primario queda aplastado hacia afuera y las finas paredes de sus células quedan destruidas. Sólo las fibras floemáticas primarias de pared gruesa permanecen intactas (Figura 23-9).

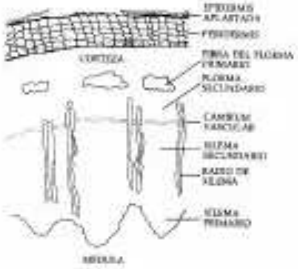




23-8
Sección transversal de un tallo de sauce (Sambucus canadensis), *en el cual ha tenido lugar muy poco crecimiento secundario. El cámbium suberógeno aún no se ha formado.*

Figura 23-10 muestra tallos de tilo americano (*Tilia americana*) de uno, dos y tres años. En el Capítulo



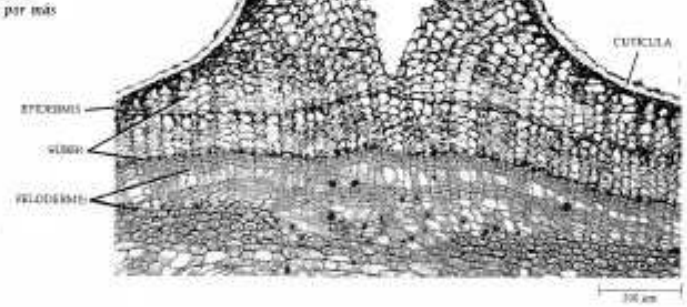


23-9
Sección transversal de un tallo de saúco canadiense (Sambucus canadensis) *al final del primer año de crecimiento.*

23-12
Lenticela del tallo de aristoloquia (Aristolochia) *vista en sección transversal. Contrariamente a lo que ocurre en* Sambucus, *la feloderma*

23-13
Diagrama de parte del tallo del roble rojo americano (Quercus rubra) *visto por sus superficies transversal, longitudinal y radial. El área oscura*

de Aristolochia *está formada por más de una capa de células.*



ras 23-6 y 23-9), aunque la epidermis si se seca y se desprende.

Al final del primer año de crecimiento, en una raíz leñosa encontramos los siguientes tipos de tejidos (desde el exterior hacia el interior): restos de epidermis y de corteza, peridermis, pericíclo, floema primario (fibras y células de pared fina aplastadas), floema secundario, cámbium vascular, xilema secundario y xilema primario. En el tallo encontramos los siguientes tejidos: restos de epidermis, peridermis, corteza, floema primario (fibras y células de pared fina aplastadas), floema secundario, cámbium vascular, xilema secundario, xilema primario y médula (Figura 23-6).

Las lenticelas

En el texto precedente se ha hecho notar que las células del súber que contienen suberina están dispuestas de manera muy compacta y que, como tejido, representan una barrera impermeable al agua y a los gases. Sin embargo, los tejidos más internos del tallo, como cualquier tejido metabólicamente activo, necesitan de un intercambio de gases con el aire; de la misma forma, los tejidos internos de la raíz necesitan intercambiar gases con los espacios de aire existentes entre las partículas de suelo. En los tallos y en las raíces con peridermis este necesario intercambio se realiza mediante las *lenticelas* (Figuras 23-11 y 23-12) que son zonas de la peridermis en que el felógeno (o cámbium suberógeno) es más activo que en otras zonas y da lugar a una formación tisular con muchos espacios intercelulares. Además, en las zonas de lenticelas, el mismo felógeno contiene numerosos espacios intercelulares.

Las lenticelas empiezan a formarse durante el desarrollo de la primera peridermis (ver Figura 23-11) y, en el tallo, generalmente aparecen por debajo de un estoma o grupo de estomas. En la superficie del tallo o de la raíz, las lenticelas aparecen como áreas emergentes circulares, ovaladas o alargadas (ver Figura 23-18, página 457). En algunos frutos también se forman lenticelas –por ejemplo, los pequeños puntos que encontramos en las manzanas y en las peras también son lenticelas. Conforme las raíces y los tallos crecen y envejecen, las lenticelas continúan formándose en la peridermis recién formada por debajo de las hendiduras de la corteza.

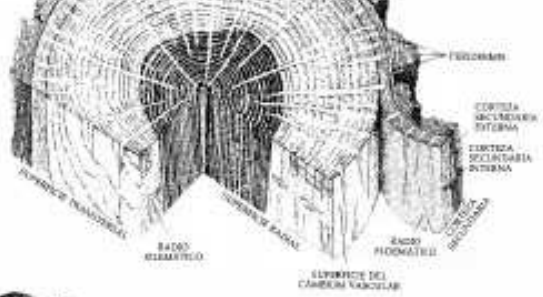
La corteza secundaria

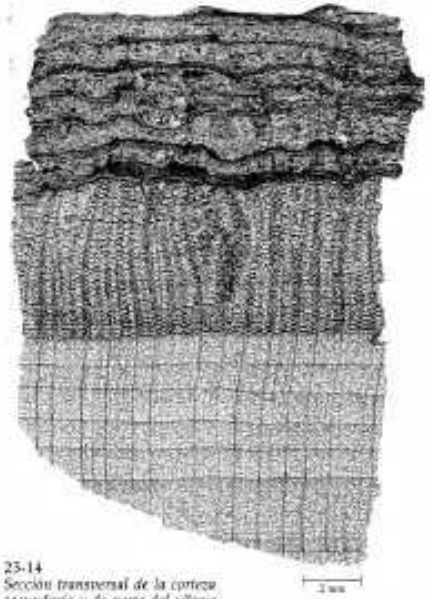
Los términos "peridermis", "corcho" y "corteza" a menudo crean confusiones innecesarias. Como se arguyó anteriormente, el súber o corcho es una de las tres partes de la peridermis; es un tejido secundario que reemplaza a la epidermis en la mayoría de las raíces y los tallos leñosos. El término *corteza secundaria* se refiere a todos los tejidos externos al cámbium vascular, incluyendo a la peridermis cuando hay (Figuras 23-13 y 23-14). Cuando el cámbium vascular empieza a aparecer y el floema secundario aún no se ha formado, la corteza está formada únicamente por tejidos primarios. Al final del primer año de crecimiento la corteza secundaria incluye a todos los tejidos primarios que queden, al floema secundario, a la peridermis y a todos los tejidos muertos que permanezcan por fuera de la peridermis.

En cada estación de crecimiento el cámbium vascular añade floema secundario a la corteza secundaria, así como xilema secundario, o madera, al corazón del tallo o de la raíz. Normalmente el cámbium vascular produce menos floema secundario que xilema secundario. Además, las células de paredes blandas (los elementos cribosos y varios tipos de elementos parenquimáticos) del floema secundario ya viejo normalmente quedan aplastadas (ver Figuras de la 23-15 a la 23-17). Finalmente, el floema secundario viejo queda separado del resto del floema por la peridermis recién formada. Como resultado, en el tallo o en la raíz se acumula mucho menos floema secundario que xilema secundario, el cual se va acumulando año tras año.

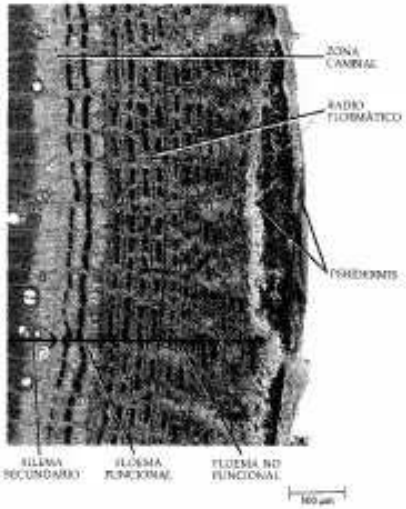
A medida que la raíz o el tallo van incrementando en

central corresponde al duramen. La parte más clara de la madera es la albura.



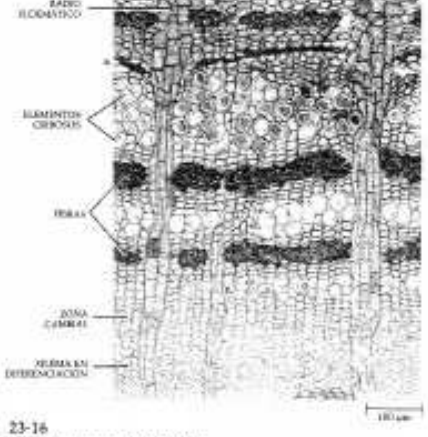


23-14
Sección transversal de la corteza secundaria y de parte del xilema secundario de un tallo viejo de tilo americano (Tilia americana). *En el tercio superior del corte pueden verse algunas peridermis recorriendo la corteza secundaria externa mayoritariamente de color parduzco. Debajo de la corteza externa está la corteza interna, que tiene una apariencia muy diferente de la capa más clara de xilema que está en el tercio inferior del corte.*



23-15
Sección transversal de la corteza secundaria del tallo de la falsa acacia (Robinia pseudo-acacia) *que mayoritariamente está formada por floema no funcional.*

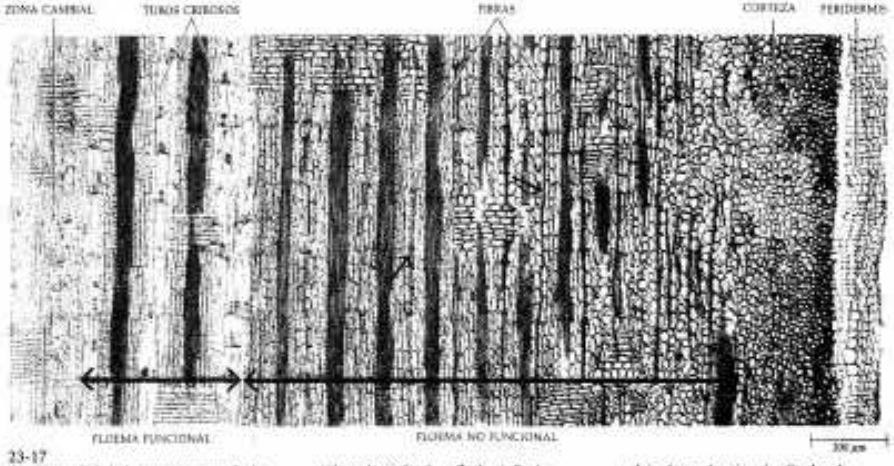
grosor los tejidos viejos de la corteza secundaria se ven sometidos a presiones considerables. En algunas plantas el desgarro de estos tejidos conduce a la formación de grandes espacios aéreos. En la mayoría de las plan-



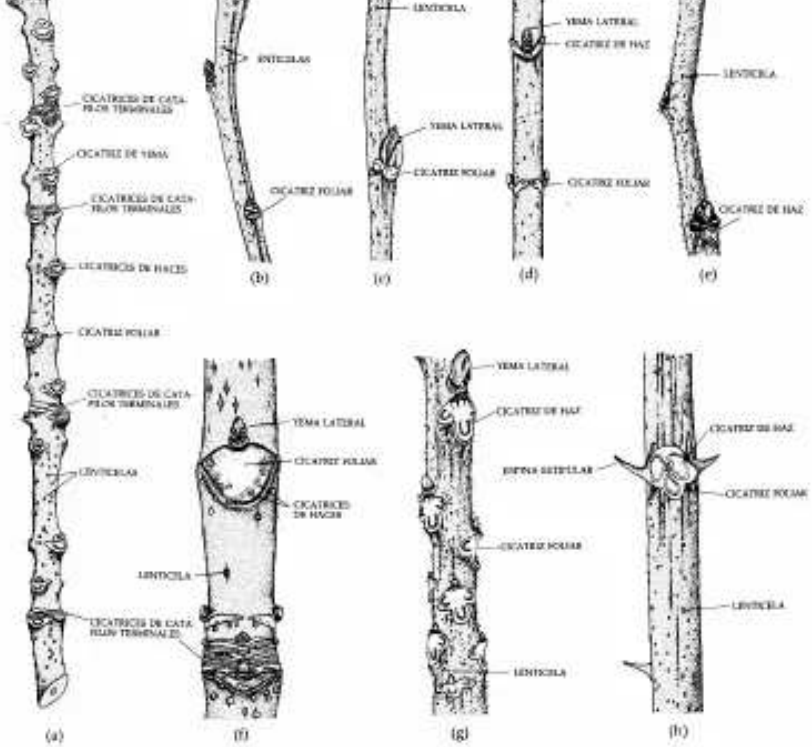
23-16
Sección transversal del floema secundario de la falsa acacia, mostrando principalmente el floema funcional. Los elementos cribosos (indicados por flechas) del floema no funcional están colapsados.

tas las células parenquimáticas del sistema axial y de los radios se dividen y aumentan de tamaño; de esta manera el floema secundario viejo se mantiene por algún tiempo mientras se incrementa la circunferencia de la planta. Previamente se ha comentado que algunos radios del tallo de *Tilia* pueden hacerse muy anchos cuando el tallo aumenta en grosor; estos radios se denominan radios dilatados.

La primera peridermis que se forma puede ajustarse al incremento en grosor del tallo o de la raíz durante varios años, mientras el cámbium suberógeno va teniendo periodos de actividad e inactividad que pueden o no corresponderse con los periodos de actividad del cámbium vascular. En los tallos del manzano (*Malus sylvestris*) y del peral (*Pyrus communis*) el primer cámbium suberógeno puede permanecer activo durante 20 años. En la mayoría de las raíces y los tallos leñosos se forman peridermis adicionales a medida que el eje aumenta de perímetro. Después de la primera peridermis, la formación de las siguientes tiene lugar en regiones cada vez más profundas de la corteza secundaria, a partir de células parenquimáticas que ya no son activas en el transporte o la translocación de sustancias nutritivas (Figuras 23-13 y 23-14). Estas células parenquimáticas se convierten en meristemáticas y forman los nuevos cámbium suberógenos.



23-17
Sección radial de la corteza secundaria de la falsa acacia. La mayor parte del corte corresponde a floema no funcional, cuyos elementos cribosos están colapsados (ver flechas). En la falsa acacia sólo es funcional el floema de la estación de crecimiento en curso, y deja de ser funcional a finales de otoño, cuando los elementos cribosos se colapsan.



23-18
Características externas de los tallos leñosos. El examen de las ramas de plantas leñosas de hoja caduca revela muchas características estructurales y de desarrollo importantes del tallo. Las estructuras más conspicuas de las ramas son las yemas que se forman en los extremos –yemas terminales– y en las axilas de las hojas –yemas laterales o axilares– y de las ramas. Además, en algunas especies hay yemas accesorias. Las yemas accesorias, que normalmente se forman por pares, están localizadas cada una a un lado de una yema axilar. En algunas especies las yemas accesorias no se desarrollan si su yema axilar asociada sufre un desarrollo normal. En otras, las yemas accesorias se transforman en flores y la yema axilar se transforma en un primordio foliar.

Después de la caída de las hojas, debajo de las yemas axilares pueden verse las cicatrices foliares, junto a las cicatrices de sus haces. La capa protectora de la zona de abscisión produce la cicatriz foliar. Las cicatrices de los haces son los restos de los haces vasculares que, antes de la abscisión, se extendían desde los rastros foliares hacia el interior del pecíolo.

Los grupos de cicatrices de los catafilos terminales revelan las localizaciones de las yemas terminales anteriores, y mientras el crecimiento secundario permita observarlas, tales grupos de cicatrices se pueden utilizar para determinar la edad de partes del tallo. La parte de tallo que está entre dos grupos de estas cicatrices representa el crecimiento de un año. Las lenticelas aparecen como áreas ligeramente emergentes sobre el tallo. (a) Fresno verde (Fraxinus pennsylvanica var subintegerrima). (b) Roble blanco americano (Quercus alba). (c) Tilo americano (Tilia americana). (d) Arce negundo (Acer negundo). (e) Olmo americano (Ulmus americana). (f) Castaño de Indias (Aesculus hippocastanum). (g) Nogal negro americano (Juglans cinerea). (h) Falsa acacia (Robinia pseudo-acacia).

primero. El corcho que produce este nuevo cámbium suberógeno se acumula muy rápidamente, y en unos 10 años se hace suficientemente grueso como para poder separarlo del árbol. Nuevamente surge un cámbium suberógeno por debajo del anterior, y en otros 10

las dicotiledóneas. Las características principales de la madera de las coníferas son la carencia de tráqueas (Capítulo 20) y la poca cantidad de parénquima axial. En algunos géneros, como *Pinus*, las únicas células parenquimáticas del sistema axial están asociadas a los

(a)

(b)

(c)

(d)

23-19
Corteza secundaria de cuatro especies de árboles. (a) *Corteza fina y desprendible del abedul del papel* (Betula papyrifera). *Las áreas elongadas sobre la superficie de la corteza son lenticelas.* (b) *Corteza descamada de la pacana* (Carya ovata). (c) *Corteza escamosa del plátano norteamericano* (Platanus occidentalis). (d) *Corteza surcada del roble negro americano* (Quercus velutina).

Todos los tejidos que están por fuera del cámbium suberógeno –todas las peridermis, junto a los tejidos floemáticos y corticales que haya entre ellas– forman la *corteza externa* (Figuras 23-13 y 23-14). Con la maduración de las células del súber que contienen suberina, los tejidos que están por fuera de ellas quedan excluidas del suministro de agua y de nutrientes. Así pues, la corteza externa está formada por tejidos muertos. La parte viva de la corteza, la que está por dentro del cámbium suberógeno más interno y se extiende hasta el cámbium vascular, recibe el nombre de *corteza interna* (ver Figuras 23-13 y 23-14).

El modo en que se forma la nueva peridermis y los tipos de tejidos que quedan aislados por ella tiene una marcada influencia sobre la apariencia de la superficie externa de la corteza (Figura 23-19). En algunas cortezas las peridermis que se van formando se desarrollan como capas discontinuas sobrepuestas, formando un tipo de corteza escamosa (ver Figuras 23-13 y 23-14). Se encuentran cortezas escamosas, por ejemplo, en tallos relativamente jóvenes de pino (*Pinus*) y del peral (*Pyrus communis*). En otras cortezas las peridermis que se van formando lo hacen en forma de anillos concéntricos más o menos continuos alrededor del eje, formando una corteza anillada. La vid (*Vitis*) y la madreselva (*Lonicera*) son ejemplos de plantas con corteza anillada, que es menos común que la corteza escamosa. Las cortezas de muchas plantas son intermedias entre las cortezas anilladas y las escamosas.

El corcho comercial se obtiene de la corteza del alcornoque, *Quercus suber*, que es un árbol nativo de la región mediterránea. El primer cámbium, suberógeno de este árbol se origina en la epidermis, y el corcho que produce es de un valor comercial muy bajo. Cuando el árbol tiene unos 20 años se extrae la peridermis original, y en la corteza se forma un nuevo cámbium suberógeno, justo unos pocos milímetros por debajo del

años el corcho puede volver a separarse del árbol. Este procedimiento puede repetirse a intervalos de unos 10 años hasta que el árbol tiene 150 años o más. Las manchas y las grandes líneas oscuras del corcho comercial son lenticelas.

En la mayoría de las raíces y los tallos leñosos hay muy poco floema secundario implicado realmente en la conducción de nutrientes. En la mayoría de las especies, sólo el floema secundario correspondiente al incremento anual de crecimiento, o anillo de crecimiento, es activo en lo que se refiere a transporte de nutrientes a larga distancia a través del tallo. Esto se debe a que los elementos cribosos son de vida corta (Capítulo 20); la mayor parte de ellos mueren al final del mismo año en que se han formado a partir del cámbium vascular. En algunas plantas, como la falsa acacia (*Robinia pseudo-acacia*), los elementos cribosos se colapsan y quedan aplastados poco después de morir (ver Figuras de la 23-15 a la 23-17).

La parte de la corteza interna que está implicada activamente en el transporte de nutrientes recibe el nombre de *floema funcional*. Aunque los elementos cribosos que quedan por fuera del floema funcional están muertos, las células parenquimáticas del floema (parénquima axial) y las células parenquimáticas de los radios pueden permanecer vivas y continuar funcionando como células con reservas durante muchos años. Esta parte de la corteza interna se conoce como *floema no funcional*. Sólo la corteza externa se compone únicamente de células muertas. (Ver Figuras 23-15 y 23-17).

LA MADERA: XILEMA SECUNDARIO

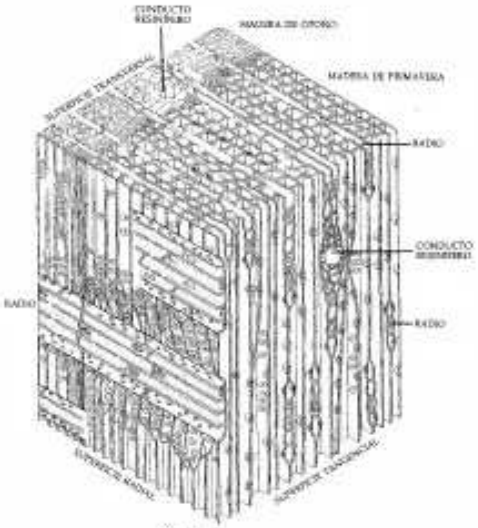
Aparte de los muchos tejidos vegetales que el hombre utiliza para su alimentación, ningún tejido vegetal ha tenido un papel tan importante para la supervivencia humana como la madera, o xilema secundario (ver Tabla 23-1, página 468). Vulgarmente se distingue entre *maderas duras* y *maderas blandas*. Las maderas duras proceden de plantas dicotiledóneas y las maderas blandas de coníferas. Los dos tipos tienen diferencias estructurales básicas, pero los términos "maderas duras" y "maderas blandas" no expresan con suficiente precisión el grado de densidad (peso por unidad de volumen) o de dureza de la madera. Por ejemplo, una de las maderas más blandas y ligeras es la de la balsa (*Ochroma lagopus*), una dicotiledónea tropical. Y, por el contrario, las maderas de algunas coníferas, como la del pino de Elliot (*Pinus elliottii*) son más duras que algunas "maderas duras".

Madera de coníferas

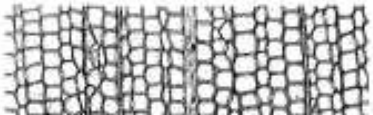
La estructura de la madera de las coníferas es relativamente sencilla en comparación con la de la mayoría de

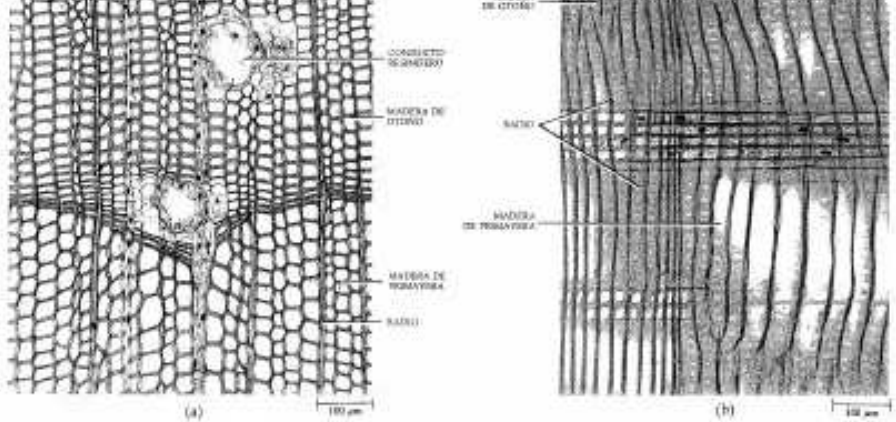
conductos *resníferos* que son espacios intercelulares relativamente amplios, recubiertos con células parenquimáticas de pared fina, las cuales secretan resina al conducto. En *Pinus* hay conductos resníferos tanto en el sistema axial como en los radios (Figuras 23-20 y 23-21). En la madera de las coníferas las heridas, las presiones y los daños debidos a las heladas y al viento pueden estimular la formación de conductos resníferos, lo cual ha llevado a algunos investigadores a sugerir que todos los conductos resníferos tienen un origen traumático. Aparentemente la resina protege a la planta de los ataques de hongos que producen podredumbres y de escarabajos perforadores.

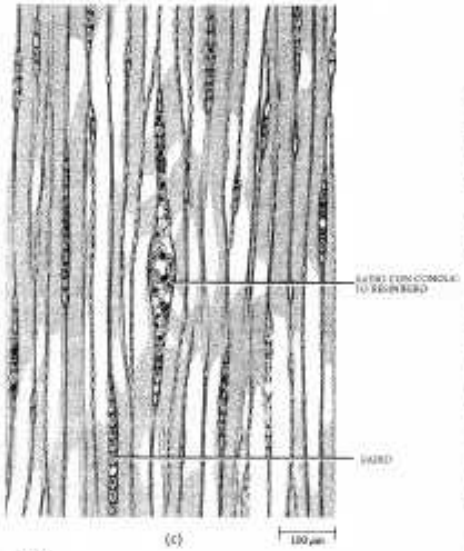
Las traqueidas de las coníferas se caracterizan por tener unos alveolos o punteaduras grandes y circulares que son más abundantes en los extremos de las células, donde entran en contacto con otras traqueidas (Figuras



23-20
Diagrama de un bloque de xilema secundario del pino de Maine (Pinus strobus). *Con la excepción de las células parenquimáticas asociadas a los conductos resníferos, el sistema axial está formado únicamente por traqueidas. Los radios tienen la anchura de una célula, excepto aquellos que contienen conductos resníferos. La madera de primavera y la de otoño se describen en la página 464.*



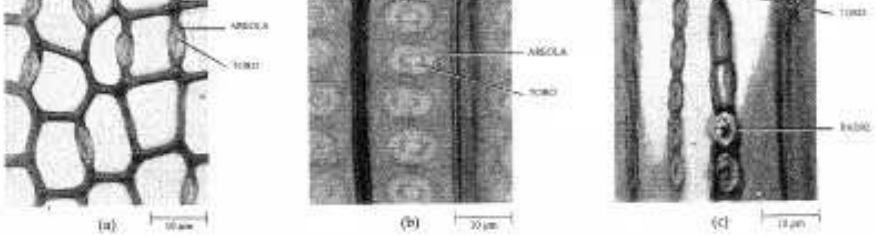




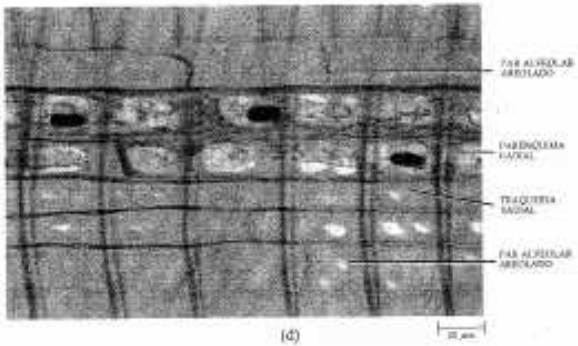
23-21
Madera del pino de Maine (Pinus strobus), *una conífera, en secciones* (a) *transversal,* (b) *radial* y (c) *tangencial.*

de la 23-20 a la 23-22). Los pares alveolares (ver Capítulo 2, página 35) entre las traqueidas de las coníferas se caracterizan por la presencia de un *toro*. El toro es una zona central engrosada de la membrana alveolar (Figura 23-25) y es ligeramente más ancha que las aperturas de los márgenes de los alveolos (Figura 23-22). La membrana alveolar es flexible y, en ciertas condiciones, el toro puede bloquear una de las aperturas y evitar el movimiento de agua o de gases a través de los pares alveolares (Figura 23-22).

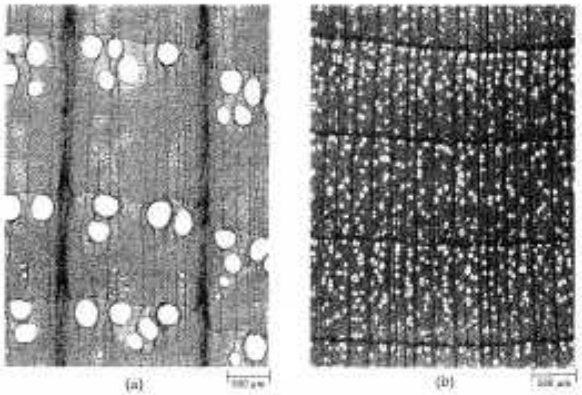
La Figura 23-20 es un diagrama tridimensional de la madera del pino de Maine (*Pinus strobus*) basado en las tres secciones de la Figura 23-21. En las secciones hechas en ángulo recto respecto al eje longitudinal de la raíz o del tallo –secciones transversales– las traqueidas aparecen como cuerpos angulares o poligonales, y atravesando la madera pueden verse los radios que se extienden longitudinalmente (Figura 23-21a). Hay dos tipos de secciones longitudinales –radiales y tangenciales. Las secciones radiales son paralelas a los radios y, en ellas los radios aparecen como láminas de células orientadas en ángulo recto con respecto a las traqueidas del sistema axial las cuales se hallan elongadas verticalmente (Figuras 23-21b y 23-22d). Las secciones tangenciales están hechas en ángulo recto con respecto a los radios y revelan la anchura y la altura de los radios. En *Pinus* los radios tienen la anchura de una célula, excepto aquellos que contienen conductos resiníferos (Figura 23-21c). En la Figura 23-22 se muestran los detalles de la madera del pino de Maine.



23-22
Detalles de la madera del pino de Maine (Pinus strobus). (a) *Sección transversal, mostrando los pares alveolares de las traqueidas.* (b) *Sección radial, mostrando de frente los pares alveolares de las paredes de las traqueidas.* (c) *Sección tangencial, mostrando los pares alveolares de las traqueidas.* (d) *Sección radial mostrando un radio. Los radios del pino y de otras coníferas están compuestos por traqueidas radiales y por células parenquimáticas radiales. Observe los pares alveolares o punteaduras areolares de las traqueidas radiales.*



23-23
Secciones transversales de madera, mostrando las capas de crecimiento. (a) *Roble rojo americano* (Quercus rubra). *Las grandes tráqueas de la madera con anillos porosos como las del roble rojo americano se encuentran en la madera de primavera. Las líneas oscuras verticales son radios.* (b) *Madera de poros difusos del tulipero de Virginia* (Liriodendron tulipifera).



Madera de dicotiledóneas

La estructura de la madera de las dicotiledóneas es mucho más variada que la de las coníferas, debido en parte al gran número de tipos celulares del sistema

nible del suelo y la duración de la estación de crecimiento. La anchura de un anillo de crecimiento es un índice bastante bueno de las lluvias de aquel año. En condiciones favorables –esto es, durante periodos de

axial, el cual comprende traqueas, traqueidas, varios tipos de fibras y células parenquimáticas (Figuras 23-23 y 23-24; ver también Figuras 20-10 y 23-26). En particular, la presencia de traqueas diferencia la madera de dicotiledóneas de la de coníferas.

A menudo los radios de la madera de dicotiledóneas son considerablemente más grandes que los de la madera de coníferas. En la madera de coníferas predominan los radios que tienen la anchura de una célula, y la gran mayoría oscilan entre una altura de 1 a 20 células. La anchura de los radios de la madera de dicotiledóneas varía de una a muchas células, y su altura oscila de una célula a varios centenares de células. En algunas maderas de dicotiledóneas, como las de roble, los radios son visibles a simple vista (Figura 23-13). Los grandes radios de la madera del roble rojo americano de la Figura 23-24c tienen una anchura de 12 a 30 células y una altura de cientos de células. Además de estos grandes radios, la madera de roble tiene muchos radios de una sola célula de anchura. En el roble rojo americano los radios, en promedio, representan un 21 por ciento del volumen de la madera. En conjunto los radios de las maderas duras representan un 17 por ciento del volumen de la madera; en coníferas el promedio es del 8 por ciento.

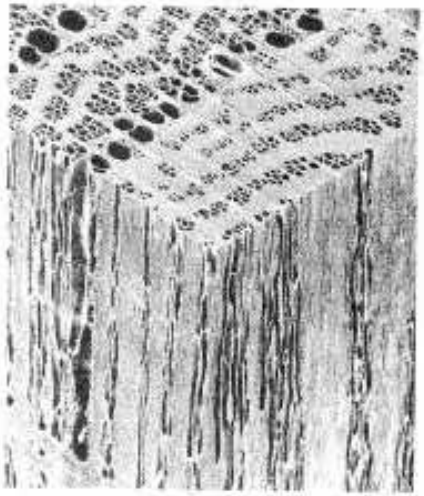
Al igual que la madera de coníferas, las secciones transversales de la madera de dicotiledóneas revelan hileras radiales de células derivadas de las cambiales iniciales, tanto en el sistema axial como en el radial (Figuras 23-23 y 23-24). Sin embargo, puede que las hileras no estén tan ordenadas como en la madera de las coníferas, debido a que el ensanchamiento de los vasos y la elongación de las fibras tiende a situar fuera de posición a la mayoría de las células. Como se ve en la Figura 23-23a, el desplazamiento de los radios por las traqueas es particularmente conspicuo en la sección transversal de la madera de roble rojo americano (*Quercus rubra*).

Anillos de crecimiento

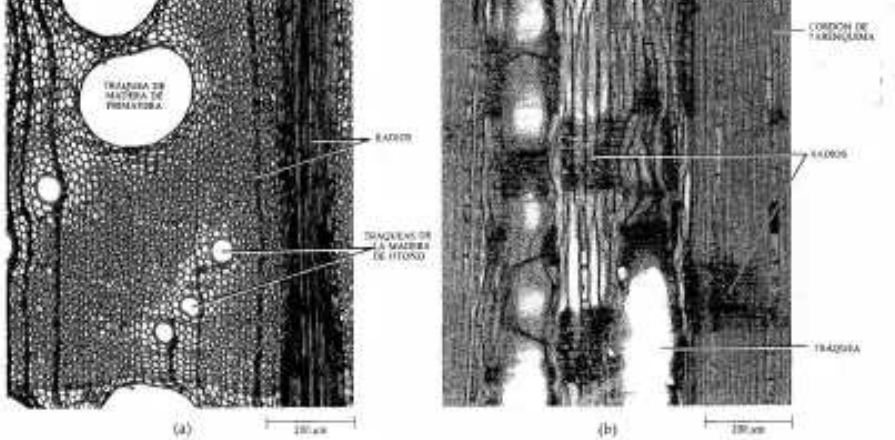
La actividad periódica del cámbium vascular, que en las regiones templadas es un fenómeno relacionado con las estaciones, da lugar a crecimientos en grosor, o *anillos de crecimiento*, tanto de xilema secundario como de floema secundario (en el floema el incremento no es fácilmente discernible). Si una capa de crecimiento representa una estación de crecimiento, ésta recibe el nombre de *anillo anual*. Los cambios súbitos en el agua disponible y en otros factores ambientales pueden provocar la producción de más de un anillo en un año dado; estos anillos se denominan falsos anillos anuales. De esta forma, contando los anillos de crecimiento se puede estimar la edad de una determinada parte de un tallo leñoso viejo; pero la estimación puede ser poco precisa si se incluyen los falsos anillos anuales.

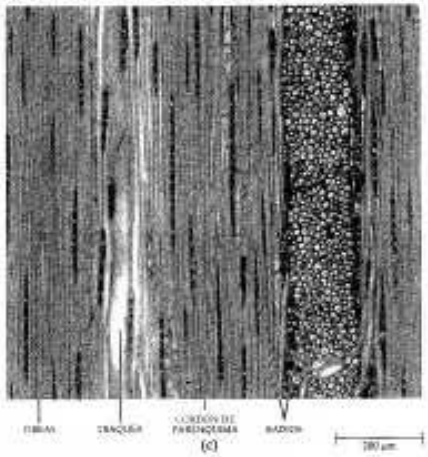
La anchura de un anillo de crecimiento puede variar mucho según el año, en función de factores ambientales como la luz, la temperatura, la lluvia, el agua disponible (adecuados o inadecuados) los anillos de crecimiento son anchos; en condiciones desfavorables son más estrechos.

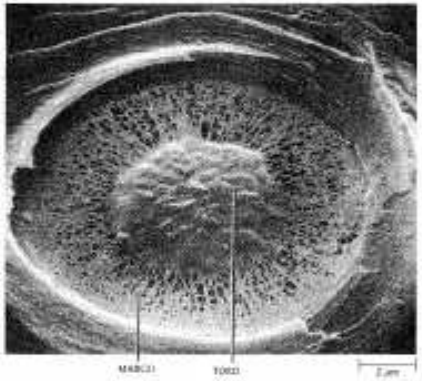
En regiones semiáridas, con muy poca lluvia, el árbol es un sensible pluviómetro. Un buen ejemplo de esto lo proporciona *Pinus longaeva* del Oeste del Great Basin (Figura 23-27). Cada anillo de crecimiento es diferente, y el estudio de los mismos explica la historia de cientos de años atrás. El espécimen de *Pinus longaeva* viviente más viejo tiene 4.900 años. Los dendrocronólogos (los



23-26
Fotografía tomada con el microscopio electrónico de barrido de un bloque de madera de olmo americano (Ulmus americana), mostrando las tres caras, o superficies, de la madera. Por comparación con las Figuras 23-20, 23-23 y 23-24, el lector debería ser capaz de identificar cada una de las superficies. Esta es una madera con anillos semiporosos, con las traqueas de la madera de otoño dispuestas en líneas onduladas, una característica distintiva de la madera de los olmos. Identifique las traqueas y los radios de la madera de primavera y de la madera de otoño en las tres caras. La porción densa de la madera está compuesta mayoritariamente por fibras. Las células del parénquima axial también están presentes, pero a este aumento no se pueden distinguir.







23-25
Fotografía tomada con el microscopio electrónico de barrido de la membrana de un par alveolar de una traqueida de pino de Maine (Pinus strobus). La parte engrosada de la membrana es el toro. La parte de membrana que rodea el toro recibe el nombre de margo.

crecimiento de la parte inferior son mucho más anchos que los de la parte superior (Figura 23-29). De esta forma, la madera de compresión permite el enderezamiento expansionando o presionando el tronco o la rama hacia arriba. La madera de compresión tiene más

veteado. Algunas de estas características no sólo son útiles en la identificación de los diversos tipos de maderas, sino que son las responsables de sus calidades decorativas.

El color de la madera es generalmente

DENSIDAD Y PESO ESPECÍFICO DE LA MADERA

La densidad es el indicador más importante de la consistencia de la madera, y puede utilizarse para predecir

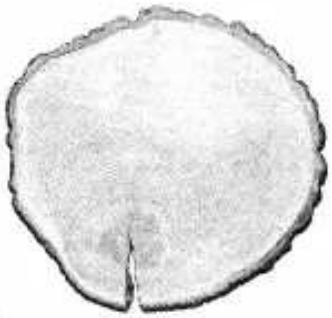
gramos por centímetro cúbico (sistema métrico). El agua tiene una densidad de 62.4 lb/cpi³ o 1g/cm³. Una madera

forma hacia arriba. La madera de compresión tiene más lignina y menos celulosa que la madera normal, y la contracción longitudinal que puede soportar tras el secado a menudo es 10 veces superior a la de la madera normal o incluso más. (La madera normal no suele soportar más de un 0,1 o un 0,3 por ciento de contracción longitudinal.) La diferencia en la contracción longitudinal entre la madera de compresión y la madera normal a menudo es la causa de que algunas tablas se tuerzan y se abarquillen después del secado. Este tipo de madera está destinada casi exclusivamente a convertirse en combustible.

La madera de tensión se produce a causa de la mayor actividad del cámbium vascular que está por la cara superior del tallo, y como en el caso de la madera de compresión, se reconoce por la presencia de anillos de crecimiento excéntricos (Figura 23-20). Para enderezar el tallo, la madera de tensión debe "tirar"; de ahí el nombre de "madera de tensión". La identificación segura de la madera de tensión requiere un examen microscópico de secciones de madera. Anatómicamente, la característica distintiva es la presencia de fibras gelatinosas –fibras que no están lignificadas o lo están muy poco, y cuya pared secundaria tiene una apariencia gelatinosa. La contracción longitudinal de la madera de tensión raramente supera el 1 por ciento, pero las tablas que la tienen se curvan después del secado. Cuando se aserra en verde, la madera de tensión se rasga fácilmente por los haces de fibras, dando a las tablas una apariencia lanosa.

Las características macroscópicas de la madera

La apariencia de la madera depende de varios factores, entre los cuales están el color, la fibra, la textura y el

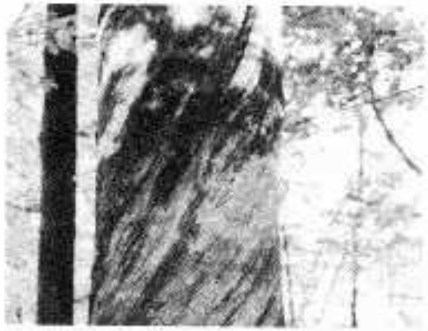


23-30
Corte transversal del tallo de un roble rojo americano (Quercus rubra), *mostrando la madera de tensión con grandes anillos de crecimiento en la parte superior.*

El color de la madera es variable, tanto entre especies como dentro de una misma especie. El color del duramen puede ser importante en la identificación de una madera; además, en parte puede ser el responsable de los usos principales de esa madera. El duramen color chocolate o marrón purpúreo del nogal *(Juglans nigra)* y el duramen marrón rojizo del cerezo negro americano *(Prunus serotina)* son ejemplos de maderas clásicas muy apreciadas en ebanistería de alta calidad.

Utilizamos el término *fibra* para referirnos a la dirección de alineamiento de los elementos de la madera –fibras, traqueidas, células parenquimáticas y tráqueas– considerados *en masa*. Cuando estos elementos están orientados paralelamente al eje longitudinal de la pieza decimos que la fibra es *recta*. Cuando el alineamiento de la madera no coincide con el eje longitudinal de la pieza, se dice que la madera es de *fibra sesgada*. El término *fibra revirada* se aplica a la disposición de los elementos en espiral a lo largo del tronco del árbol. Una vez que se ha separado la corteza, el tronco con fibra revirada aparece enrollado sobre sí mismo (Figura 23-31). Si la orientación de la espiral cambia a intervalos más o menos regulares a lo largo de un mismo radio se dice que la fibra es *alternada*.

El término *textura* de la madera indica el tamaño y la variación en tamaño de los elementos durante los aumentos de crecimiento. La textura *gruesa* puede ser el resultado de la presencia de anchas bandas de grandes tráqueas y de gruesos radios, como ocurre en algunas maderas con anillos porosos, y la textura *fina* de la presencia de tráqueas pequeñas y radios estrechos. La textura *regular* es el resultado de la existencia de dimensiones celulares uniformes –no hay diferencias perceptibles entre la madera de primavera y la madera de otoño. La textura es *irregular* cuando en un anillo



23-31
Tronco de un roble blanco americano (Quercus alba) *muerto, en el cual ha caído la corteza secundaria, revelando la fibra revirada de la madera.*

Tabla 23-1 *Usos de la madera de algunos árboles comunes en Norteamérica*

Acer saccharum (Arce plateado) – chapa; destilado del

Pinus monticola (Pino blanco del oeste) – cerillas; cajas y

características como la dureza, la resistencia y la facilidad de manejo. Generalmente las maderas densas se contraen y se expanden más que las maderas ligeras. Además, las maderas más densas son mejores combustibles.

El peso específico de una sustancia es el cociente entre el peso de la sustancia y el peso de un volumen igual de agua. En el caso de la madera para calcular el peso específico se utiliza el peso seco:

$$\text{peso específico} = \frac{\text{peso seco de la madera}}{\text{peso del volumen de agua desalojado}}$$

El peso específico de las partes leñosas sólidas y secas (esto es, el material de la pared celular seco) de todas las plantas es de un 1,5. Las diferencias en el peso específico de las maderas dependen, por lo tanto, de la proporción de pared celular y de lumen (espacio que queda por dentro de la pared celular) que tenga la madera. Las fibras son especialmente importantes en la determinación del peso específico. Si las fibras son de pared gruesa y de lumen estrecho, el peso específico tiende a ser alto. Y al contrario, si las fibras son de pared fina y de lumen amplio, el peso específico tiende a ser bajo. La presencia de muchas tráqueas de pared fina también hace bajar el peso específico.

La densidad se expresa en peso por unidad de volumen, ya sea en libras por pies cúbicos (sistema inglés) o en

Pesos específicos de algunas maderas duras de Norteamérica

Acer rubrum (Arce rojo)	0,49
Acer saccharum (Arce plateado)	0,56
Aesculus glabra (Castaño)	0,33
Betula lenta (Abedul amarillo)	0,55
Carya ovata (Pacana)	0,64
Diospyros virginiana (Ébano americano)	0,64
Fagus americana (Haya americana)	0,56
Fraxinus americana (Fresno blanco americano)	0,55
Gleditsia triacanthos (Acacia negra)	0,60
Guaiacum officinale	1,25
Juglans cinerea (Nogal negro americano)	0,36
Juglans nigra (Nogal)	0,51
Kragiodendron ferreum	1,30
Liquidambar styraciflua (Liquidambar)	0,46
Maclura pomifera	0,76
Magnolia grandiflora (Magnolia)	0,46
Ochroma lagopus (Balsa)	0,12
Platanus occidentalis (Plátano norteamericano)	0,46
Populus deltoides (Álamo)	0,37
Populus tremuloides (Álamo temblón americano)	0,35
Prunus serotina (Cerezo negro americano)	0,47
Quercus alba (Roble blanco americano)	0,59
Quercus rubra (Roble rojo americano)	0,57
Quercus virginiana (Roble de Virginia)	0,81
Robinia pseudo-acacia (Falsa acacia)	0,66
Salix nigra (Sauce negro)	0,34
Tilia americana (Tilo americano)	0,32
Ulmus americana (Olmo americano)	0,46

Pesos específicos de algunas maderas blandas de Norteamérica

Abies balsamea	0,34
Calocedrus decurrens (Tuya gigante)	0,35
Larix laricina	0,49
Larix occidentalis	0,48
Picea englemannii	0,38
Picea mariana	0,36
Pinus contorta	0,38
Pinus elliottii (Pino de Elliot)	0,64
Pinus lambertiana (Pino de Lambert)	0,35
Pinus ponderosa (Pino ponderosa)	0,38
Pinus strobus (Pino de Maine)	0,34
Pinus taeda	0,47
Pseudotsuga menziesii (Abeto de Douglas)	0,45
Sequoia sempervirens (Secuoya)	0,38
Taxodium distichum (Ciprés calvo)	0,42
Taxus brevifolia (Tejo del Pacífico)	0,60
Tsuga canadensis (Abeto del Canadá)	0,38
Tsuga heterophylla (Tsuga occidental)	0,42

de crecimiento hay diferencias entre la madera de primavera y la madera de otoño.

El término *veteado* se refiere a los patrones de las superficies longitudinales de la madera. En sentido

23-32
Diagrama que ilustra la dirección de serrage de un tronco para producir tablas aserradas tangencialmente (A) y

durámen; travesaños de vías férreas; combustible; mobiliario; parqué, especialmente de bolaras y salas de baile; juguetes y utillaje de madera; instrumentos musicales

Alnus rubra (Aliso rojo) – madera dura principal del Nordeste del Pacífico. Usado en ebanistería, especialmente para sillas; bastidores, puertas y demás carpintería de taller; tablero contrachapado; carbón vegetal; fuente importante de pasta de papel

Betula alleghaniensis (Abedul amarillo canadiense) – chapa; destilado del durámen; travesaños de vías férreas; muebles; juguetes y utillaje de madera; instrumentos musicales; palillos

Carya cordiformis (Pacana) – mangos de herramientas, especialmente hachas, picos y martillos; escaleras de mano; mobiliario; utillaje de madera; famoso para ahumado de carnes; de primera calidad como combustible

Diospyros virginiana (Ébano americano) – lanzaderas de telar, carretes y bobinas para la industria textil; cabezas de palos de golf; cajas y banastas; mangos

Fagus americana (Haya americana) – es una de las tres maderas duras más importantes del Norte, las otras son las del abedul negro americano y las del arce plateado. Usado en serrería de productos pulidos, especialmente parqué; chapa; combustible; destilado para obtener ácido acético, metanol y otros productos químicos; juguetes y utillaje de madera

Fraxinus americana (Fresno blanco americano) – mangos, especialmente largos (de palas, azadas, rastrillos) debido a la rectitud de sus fibras, a su consistencia, a su peso moderado y a otras cualidades; casi todos los bates de béisbol; remos, paletas, marcos de raquetas de tenis, palos de hockey; muebles de cocina; juguetes y utillaje de madera

Juglans nigra (Nogal) – es la madera más fina de los Estados Unidos continentales para hacer muebles de calidad; chapa de tableros contrachapados para la manufactura de muebles; va directamente a mesas y sillas de gran calidad; principal madera de las armerías; arcas y ataúdes

Liriodendron tulipifera (Tulipero de Virginia) – chapa para tableros contrachapados de acabados interiores, mobiliario; pasta de papel; cajas y banastas; bastidores, puertas y demás carpintería de taller

Picea rubens (Picea roja del Canadá) – su uso más importante es la pasta de papel; tablas para cajas de resonancia de instrumentos musicales; paletas y remos; travesaños de escaleras de mano; construcción de barcos y botes; cajas y banastas

Pinus elliottii (Pino de Elliot) – pasta de papel; madera de construcción pesada; travesaños de vías férreas; chapa; trementina y resina; cajas; cestos y banastas

Pinus lambertiana (Pino de Lambert) – cajas y banastas; bastidores, puertas y demás carpintería de taller; setales; teclas de piano y tubos de órgano

Pinus ponderosa (Pino ponderosa) – cajas y banastas; bastidores, puertas y demás carpintería de taller; construcción de edificios, trabajos torneados (postes, balaustres, columnas de porches); perchas; juguetes; arcas y ataúdes

Platanus occidentalis (Plátano norteamericano) – tiene fibras alternadas. Se utiliza para chapa; cajas y banastas; ripias interiores y artesonado; barricas de harina y de azúcar; partes de muebles que quedan ocultas.

Populus deltoides (Álamo) – pasta para el papel de alta calidad que se utiliza en libros y revistas; partes de muebles que quedan ocultas; lana de madera; tinajas y barriles para productos alimenticios; cajas y banastas

Prunus serotina (Cerezo negro americano) – magnífica madera para muebles, acabado de mobiliario; bloques para impresoras sobre los que se montan electrotipos; mecanismos de piano; ripias interiores; artesonado; mangos; juguetes y utillaje de madera

Pseudotsuga menziesii (Abeto de Douglas) – los bosques del Oeste de los Estados Unidos tienen un 50 por ciento de abeto de Douglas, del que se hace más madera para la construcción de la que se saca de cualquier otra especie de los Estados Unidos. Se utiliza en construcción, incluyendo la chapa que mayoritariamente se convierte en tablero contrachapado; travesaños de vías férreas; pasta de papel; cajas y banastas; construcción de barcos y botes

Quercus rubra y *Quercus alba* (Roble rojo y roble blanco americanos) – travesaños de vías férreas; chapa; parqué; bastidores, puertas y demás carpintería de taller; leña; construcción de barcos y botes; arcas y ataúdes

Robinia pseudo-acacia (Falsa acacia) – madera de construcción de minas; travesaños de vías férreas; vallas; en construcciones donde la consistencia y la duración son de gran importancia

Sequoia sempervirens (Secuoya) – construcción de edificios de todo tipo; construcción de barcos y botes; cajas de puros y de bombones; muebles de jardín; tejamaniles y tablas de raja; arcas y ataúdes

Tilia americana (Tilo americano) – chapas para contrachapado de mesas de dibujo y partes de muebles que quedan ocultas; lana de madera; bastidores, puertas y demás carpintería de taller; teclas de piano, cajas y banastas; arcas y ataúdes

Tsuga canadensis (Abeto del Canadá) – pasta de papel; construcción en general; cajas y banastas; bastidores y puertas; muebles de cocina

Ulmus spp. (Olmo) – tiene fibras alternadas y, por consiguiente, es difícil aserrarlo longitudinalmente. Se usa para duelas y aros; cajas y banastas; chapa para contenedores de fruta y hortalizas y para envoltorios de quesos; partes curvas de los muebles; ripias interiores

nas donde ya no se produce más elongación), que se debe a la actividad de dos meristemas laterales –el cámbium vascular y el cámbium suberógeno o felógeno. Las plantas herbáceas pueden presentar poco crecimiento secundario o carecer de él, mientras que las plantas leñosas –árboles y arbus-

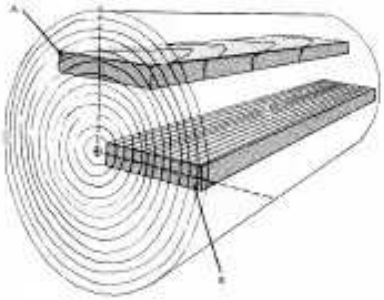
Un manual sobre la estructura de la madera brillantemente ilustrado, con una clave para identificar maderas y un glosario ilustrado.

CUTLER, DAVID F: *Applied Plant Anatomy*, Longman Inc., New

estricto, el vocablo veteado sólo se aplica a las maderas más apreciadas en ebanistería y en la industria del mueble y la decoración. El veteado depende de la fibra, de la textura y de la orientación de la superficie que resulta del aserrado.

Según el radio del tronco pueden obtenerse tablas por dos procedimientos de serraje distintos (Figura 23-32). En uno, la madera se asierra de manera que las caras anchas de la tabla son más o menos paralelas al plano tangencial-longitudinal del tronco. Se dice que estas tablas están *aserradas tangencialmente*. En las tablas aserradas tangencialmente los anillos de crecimiento aparecen como bandas onduladas. En el otro se realiza un corte radial longitudinalmente por el centro del tronco. Entonces se dice que las tablas se han *aserrado radialmente*. En este tipo de tabla los anillos de crecimiento aparecen como líneas paralelas que se extienden longitudinalmente en las caras anchas de la tabla, con los radios que cruzan los anillos en ángulo recto. Para muchos usos se prefieren las tablas aserradas radialmente, porque tienen propiedades de acabado y de desgaste más uniformes. Sin embargo, el aserrado radial requiere más tiempo y con frecuencia implica un mayor desperdicio de madera que el aserrado tangencial.

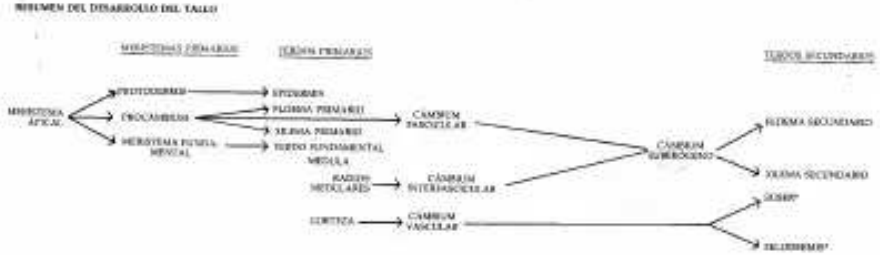
radialmente (B). En las tablas aserradas tangencialmente los anillos de crecimiento son más o menos paralelos a las caras anchas. En las tablas aserradas radialmente los anillos son más o menos perpendiculares a las caras anchas.

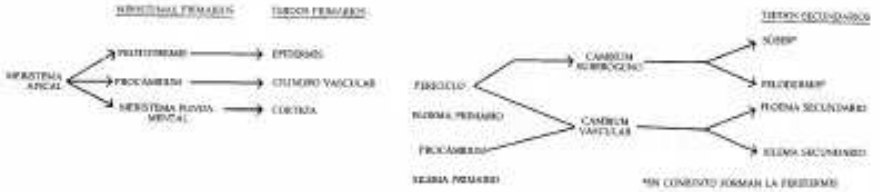


23-33
Resumen del desarrollo de la raíz y del tallo de una dicotiledónea leñosa durante el primer año de crecimiento.

RESUMEN

Todas las gimnospermas y la mayoría de las dicotiledóneas sufren crecimiento secundario (incremento en grosor en zo-





Una referencia técnica sobre la identificación, la estructura y los usos de las maderas de Norteamérica.

RAY, PETER M.: *The living Plant*, 2a ed., Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1972.*

tos—pueden crecer en grosor durante muchos años. La Figura 23-33 es un resumen del desarrollo de la raíz y del tallo de una planta leñosa, empezando por el meristema apical y acabando con los tejidos secundarios que se forman durante el primer año de crecimiento.

El cámbium vascular está compuesto por dos tipos de células iniciales: las iniciales fusiformes y las iniciales radiales. Mediante divisiones periclinales las iniciales fusiformes dan lugar a los componentes del sistema axial, y las iniciales radiales producen las células radiales, que forman los radios vasculares o sistema radial. Mediante divisiones anticlinales de las células iniciales se consigue incrementar el perímetro del cámbium.

En la mayoría de los tallos el primer cámbium suberógeno se origina en una capa de células que está justo por debajo de la epidermis. En la raíz el primer cámbium suberógeno surge del pericicio. El cámbium suberógeno produce súber o corcho hacia el exterior y felodermis hacia el interior. La peridermis es el conjunto formado por el cámbium suberógeno, el súber y la felodermis. Aunque la mayor parte de la peridermis está compuesta por células dispuestas de manera muy compacta, en unas áreas aisladas denominadas lenticelas hay muchos espacios intercelulares.

La corteza secundaria está formada por todos los tejidos que quedan por fuera del cámbium vascular. En las raíces y los tallos viejos, gran parte del floema que está en la corteza secundaria no es funcional. Los elementos cribosos son de vida corta, y generalmente sólo son conductores, o funcionales, los elementos cribosos de la estación de crecimiento en curso. Después de la primera peridermis, las peridermis sucesivas se originan en regiones cada vez más profundas de la corteza, a partir de células parenquimáticas del floema no funcional.

Las maderas se clasifican en maderas blandas y maderas duras. Todas las llamadas maderas blandas son de coníferas y todas las llamadas maderas duras son de dicotiledóneas. En comparación con las maderas de dicotiledóneas, las de coníferas son simples, ya que sólo están formadas por traqueidas y células parenquimáticas. Algunas contienen conductos resiníferos. Las maderas de las dicotiledóneas pueden contener combinaciones de todos los tipos celulares siguientes: tráqueas, traqueidas, varios tipos de fibras y células parenquimáticas.

Las capas de crecimiento que corresponden a incrementos anuales de crecimiento reciben el nombre de anillos anuales. La diferencia de densidad entre la madera de primavera y la de otoño posibilita la diferenciación de las capas de crecimiento. La densidad y el peso específico son buenos indicadores de la consistencia de una madera.

En muchas plantas el duramen no conductor es visiblemente distinto de la albura conductora.

Normalmente en la parte inferior de las ramas y los troncos inclinados de las coníferas se desarrolla madera de reacción, así como en la parte superior de zonas similares de dicotiledóneas; esta formación permite el enderezamiento de los troncos o de las ramas. En las coníferas la madera de reacción se denomina madera de compresión, y en dicotiledóneas madera de tensión.

SUGERENCIAS

COLE, HAROLD A., WILFRED A. COTÉ, y ARNOLD C. DAY: *Wood Structure and Identification*, 2a ed., Syracuse University Press, N.Y., 1979.*

York, 1978.*

Un libro de texto muy interesante sobre los fundamentos de la anatomía vegetal, donde el autor explica cómo pueden solventarse problemas cotidianos aplicando conocimientos de anatomía vegetal.

CUTTER, ELIZABETH G.: *Plant Anatomy*, Part I: *Cells and Tissues*, 2a ed., Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1978.

Una introducción a la citología y a la histología vegetal que pone de relieve el trabajo experimental.

CUTTER, ELIZABETH G.: *Plant Anatomy*, Part II: *Organs*, Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1971.*

Una introducción a la organografía vegetal y los posibles mecanismos que determinan el crecimiento de los órganos vegetales.

EPSTEIN, EMANUEL: Roots, *Scientific American* 228(5): 48-58, 1973.

Un tratado sobre la estructura de la raíz y sus funciones, que incluye una discusión sobre la captación de iones por parte de la raíz.

ESAU, KATHERINE: *Plant Anatomy*, 2a ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.

El libro de autoridad reconocida en este campo; un libro muy bien ilustrado que abarca todos los aspectos de la anatomía vegetal.

ESAU, KATHERINE: *Anatomy of Seed Plants*, 2a ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

Un libro más corto que el anterior; un excelente libro de texto y de referencia.

FAHN, ABRAHAM: *Plant Anatomy*, 3a ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N.Y., 1982.*

Un libro de texto muy bien ilustrado y actualizado que considera todos los aspectos de la anatomía vegetal.

HOADLEY, R. B.: *Understanding Wood*, The Taunton Press, Newtown, Conn., 1980.

Escrito por un técnico y profesional de la madera, este libro tan bien ilustrado explica las propiedades de la madera y cómo se trabaja.

JOHRI, B. M. (Ed.): *Embryology of Angiosperms*, Springer-Verlag, Berlín, 1984.

Un libro escrito por varios autores que narra los logros científicos en cuanto a reproducción de angiospermas en los últimos 20 o 30 años.

O'BRIEN, TERENCE P., and MARGARET E. McCULLY: *Plant Structure and Development*, The Macmillan Company, New York, 1969.

Una aproximación gráfica y fisiológica a la estructura y al desarrollo de las plantas.

O'BRIEN, TERENCE P., and MARGARET E. McCULLY: *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods*, Termacarphi and Pty. Ltd., Melbourne, Australia, 1981.

Un libro muy útil que explica los métodos que se utilizan en el estudio de la estructura de las plantas, desde el estudio mediante lentes simples de tejidos frescos o fijados por distintos métodos hasta el uso del microscopio electrónico.

PANSHIN, A. J., and C. DE ZEEUW: *Textbook of Wood Technology*, vol. 1, 4a ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1980.

Un tratado conciso y de lectura amena sobre el crecimiento y el desarrollo de las plantas escrito por alguien con mucha experiencia en este campo.

STEEVES, TAYLOR A., and IAN M. SUSSEX: *Patterns in Plant Development*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1972.

Un aproximación estructural al desarrollo de las plantas, poniendo especial énfasis en datos experimentales y analíticos.

TORREY, JOHN G., and DAVID T. CLARKSON (Eds.): *The Development and Function of Roots*, Academic Press, Inc., New York, 1975.

Una recopilación de artículos escritos por reconocidos especialistas de la estructura y la función de la raíz.

WARDLAW, CLAUDE W.: *Morphogenesis in Plants: A Contemporary Study*, 2a ed., Methuen & Co. Ltd., London, 1968.

Un libro fascinante escrito por un gran maestro en el tema.

WHITE, RICHARD A., and WILLIAM C. DICKINSON (Eds.): *Contemporary Problems in Plant Anatomy*, Academic Press, Inc., Orlando, Florida, 1984.

Una recopilación de artículos presentados en el simposio de anatomía vegetal celebrado en la Duke University, de la University of North Carolina, en la primavera de 1983, que versa sobre los problemas de la anatomía contemporánea. El tema central de todas las contribuciones es una visión de la planta como un conjunto funcional y estructural en desarrollo.

ZIMMERMANN, MARTIN H.: *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer-Verlag, New York, 1983.

Un libro muy ameno sobre la estructura del xilema y su función, escrito por un hombre que ha contribuido en gran manera al conocimiento de la anatomía del xilema funcional y de los movimientos de savia por la planta.

ZIMMERMANN, MARTIN H., and CLAUDE L. BROWN: *Trees: Structure and Function*, Springer-Verlag, New York, 1975.

Un libro actualizado sobre cómo trabajan los árboles, poniendo énfasis en la relación entre estructura y función.

ZIMMERMANN, MARTIN H., and JOHN A. MILBURN (Eds.): *Transport in Plants I. Phloem Transport, Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 1, Springer-Verlag, New York, 1976.

Una recopilación de artículos escritos por grandes científicos que estudian la estructura del floema y su función.

*Disponible en encuadernación rústica.

FCEyN BIBLIOTECA

CAPÍTULO 24

24-1
El fotoperiodo es el fenómeno que hace que las plantas de muchas especies florezcan simultáneamente, año tras año. La floración se induce por la interacción entre los factores externos (ambientales) y los factores internos (hormonales). El árbol de la fotografía es un cerezo (Prunus) de Brooklyn, New York, en plena floración primaveral.

Regulación del crecimiento y del desarrollo: las hormonas vegetales

Una planta, para crecer, necesita la luz del Sol, el dióxido de carbono del aire y el agua y los minerales, entre ellos el nitrógeno, del suelo. Con estos elementos la planta puede generar casi todo su propio cuerpo, convirtiendo los materiales simples en las complejas moléculas orgánicas de que están compuestos los seres vivos. Como se explicó en la sección anterior, el crecimiento de una planta no es simplemente un incremento en masa y en volumen, sino que ésta se diferencia, se desarrolla y toma forma, dando lugar a una gran variedad de células, tejidos y órganos. ¿Cómo es posible que una sola célula, la ovocélula fecundada, sea la fuente de innumerables tejidos y órganos que constituyen ese extraordinario individuo al que llamamos "planta normal"? Desconocemos muchos de los detalles de este proceso, pero está claro que el desarrollo normal de una planta depende de la interacción de un gran número de factores internos y externos. Los principales factores internos que regulan el crecimiento y el desarrollo de la planta son químicos. Tales factores son el objeto de este capítulo. En el Capítulo 25 se tratan algunos de los factores externos que afectan al crecimiento de la planta, como la luz, la temperatura, la duración del día, la gravedad y algunos más.

Las hormonas vegetales desempeñan un papel decisivo en la regulación del crecimiento. El término "hormona" fue acuñado por investigadores que se dedicaban a la Fisiología Animal y se refiere a sustancias orgánicas que se producen en un tejido determinado y que se transportan a otro tejido donde su presencia provoca ciertas respuestas fisiológicas. Las hormonas son activas en cantidades ínfimas. En un vástago de una planta de piña tropical (*Ananas comosus*), por ejemplo, sólo hay 6 microgramos de ácido indolacético, una hormona vegetal común, por cada kilogramo de materia vegetal. Un emprendedor fisiólogo vegetal calculó que el peso de la hormona en relación al del vástago es comparable al peso de una aguja en un pajar de 20 toneladas métricas.

La palabra *hormona* procede del griego *hormaein*, que significa "excitar". Sin embargo, actualmente está claro que muchas hormonas tienen efectos inhibitorios. Por lo tanto, quizá sea más acertado considerarlas regula-

dores químicos en vez de estimuladores. Pero este término aún necesita puntualizaciones, porque la respuesta a un determinado "regulador" no sólo depende de su estructura química, sino también de cómo la "reconoce" el receptor (especificidad tisular).

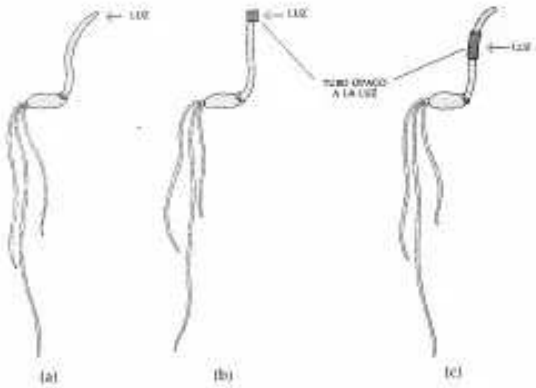
del coleoptilo, donde se da la respuesta de crecimiento. "Debemos concluir, por lo tanto —escribieron—, que cuando las plántulas son expuestas libremente a una luz lateral se transmite cierta influencia desde la parte superior a la parte inferior, que obliga a la planta a cur-

24-3
Experimento de Went. (a) Went sacó las ápices de los coleoptilos de algunas plántulas y los puso en agar durante una hora. (b) Luego cortó el agar en

Las explicaciones que vienen a continuación reflejan el desarrollo histórico del conocimiento de las hormonas vegetales. Empezó con las auxinas, cuyo estudio hizo válido el concepto de hormona en el mundo vegetal.

LAS AUXINAS

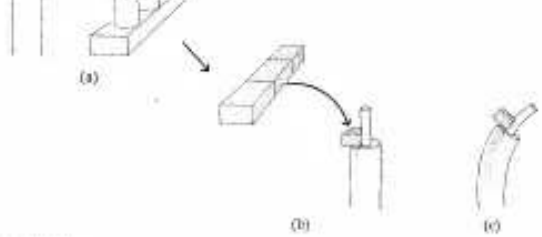
En 1881 Charles Darwin y su hijo Francis publicaron el libro *The power of Movement in Plants (La capacidad de movimiento de las plantas)*, donde detallaban algunos de los primeros experimentos conocidos sobre sustancias reguladoras del crecimiento. Los Darwin hicieron las primeras observaciones sistemáticas sobre la curvatura de las plantas hacia la luz, denominado fototropismo (ver página 493), utilizando plántulas de alpiste (*Phalaris canariensis*) y de avena (*Avena sativa*). Probaron que si se cubría la parte superior del *coleoptilo* (la vaina que protege el brote de las plántulas de gramíneas) con un cilindro de metal o con un tubo de vidrio ennegrecido con tinta china y se la expone a la luz lateral, no se producía la curvatura característica (Figura 24-2). En cambio, si sobre los ápices se colocaba un tubo de vidrio transparente, el coleoptilo se curvaba con normalidad. Para los Darwin estos experimentos indicaban la existencia de "comunicación" entre el ápice, o sea, el tejido que recibe el estímulo lumínico, y el resto de las plántulas de *Avena*, esta *dominancia apical* demuestra una forma de "comunicación" entre dos tejidos vegetales mediada por el AIA. Además, en ambos fenómenos la "influencia" se mueve desde el ápice en crecimiento hacia la base de la planta. Esto se debe a



24-2
Experimento de los Darwin. (a) Plántula normalmente curvada hacia la luz. (b) Cuando el ápice de la plántula se cubre con un tubo opaco la curvatura no se produce. (Si se produce normalmente si la plántula se cubre con un tubo translúcido.) (c) Cuando el tubo se sitúa por debajo del ápice se produce la respuesta característica a la luz. A partir de estos experimentos, los Darwin concluyeron que, en respuesta a la luz, había una "influencia", la cual provocaba una curvatura, y que era transmitida desde el ápice de la plántula hacia abajo, donde se produce la curvatura.

En 1926 el fisiólogo vegetal Frits W. Went consiguió aislar esta "influencia" de los ápices de los coleoptilos. Went cortó los ápices de un número determinado de coleoptilos de plántulas de avena (*Avena*) y los colocó durante una hora en un bloque de agar, de manera que las superficies de corte estuvieran en contacto con el agar. (El agar es una sustancia gelatinosa extraída de algunas algas rojas; es un medio de cultivo neutro muy utilizado.) Luego cortó el agar en pequeños bloques y los adhirió a un lado del "muñón" de las plantas decapitadas, que se mantuvieron en la oscuridad durante todo el experimento. Al cabo de una hora observó una curvatura apreciable hacia el lado contrario de donde estaba colocado el bloque de agar (Figura 24-3). Los bloques de agar que no habían estado en contacto con los coleoptilos no produjeron curvatura alguna, o bien produjeron una ligera curvatura hacia el lado en que había sido colocado el bloque de agar. Los bloques de agar que habían estado en contacto con porciones de coleoptilo de la parte inferior tampoco produjeron ningún efecto fisiológico.

Con estos experimentos Went demostró que el ápice del coleoptilo ejerce su efecto mediante una sustancia química, y no mediante un estímulo físico (por ejemplo, un estímulo eléctrico). Went denominó a esta sustancia química *auxina*, del griego *auxein* que significa "aumentar".



pequeños bloques y los sitúa a un lado de los ápices decapitados por las plántulas. (c) Las plántulas, que estuvieron en la oscuridad durante todo el experimento, crecieron hacia el lado contrario de donde estaba situado el bloque de agar. A partir de estos resultados, Went concluyó que la "influencia" que causaba la curvatura de las plántulas era una sustancia química que se acumulaba en el lado opuesto a la fuente de luz.

La curvatura del coleoptilo de *Avena* hacia el lado contrario de donde está el bloque de agar que contiene auxina se debe a la distribución asimétrica de la auxina, que a su vez causa un aumento asimétrico del tamaño celular en el coleoptilo; las células que están en el lado del bloque de agar que contiene auxina aumentan más que las células del lado opuesto. Las condiciones de manipulación de las plántulas de *Avena* con bloques de agar se estandarizaron de forma que se podía correlacionar el ángulo de curvatura (medido con un transportador) con la cantidad de auxina presente en el bloque de agar. Esta técnica, denominada bioensayo de la curvatura del coleoptilo de *Avena*, permitió a los investigadores aislar e identificar la auxina natural, que recibe el nombre de ácido indolacético (AIA). (Un *bioensayo* es un método para la determinación cuantitativa de la concentración de una sustancia por sus efectos sobre el crecimiento de un organismo apropiado en condiciones controladas.)

Como puede verse en la Figura 24-4, el AIA es muy similar al aminoácido triptófano (ver Figura 3-14, página 52). El triptófano es el precursor del AIA en la planta, aunque se conocen cuatro vías diferentes de biosíntesis del AIA y cada una tiene diferentes sustancias intermediarias. Para producir AIA a partir de triptófano, diferentes grupos de plantas utilizan rutas metabólicas distintas. Además, algunas plantas, como el maíz (*Zea mays*), utilizan vías diferentes según la fase de desarrollo en que se encuentren. La auxina se produce en los ápices de los coleoptilos de las gramíneas y en los ápices de los brotes del vástago. Aunque se ha encontrado AIA en las puntas de las raíces, hay muchas evidencias de que procede de la base de la raíz y de que ha llegado ahí vía cilindro vascular. Probablemente abunda en los embriones; también se ha encontrado en hojas jóvenes, flores y frutos.

Poco después del descubrimiento de la auxina y del reconocimiento de su papel en la regulación de la elongación celular se descubrió un efecto inhibitorio de la auxina relacionado con el crecimiento de las yemas laterales. Por ejemplo, si se extrae el meristema apical de una planta de judía (o frijol) las yemas laterales empiezan a crecer. Pero, si inmediatamente se aplica auxina a la superficie cortada, el crecimiento de las yemas se inhibe. Al igual que la respuesta fototrópica y alienta secundarios. Por ejemplo, al aplicar individualmente AIA y ácido giberélico a una gran variedad de plantas leñosas se estimula la actividad del cámbium. Sin embargo, el AIA en ausencia de ácido giberé-

24-4
El ácido indolacético (AIA) es la auxina natural mejor conocida. El ácido diclorofenoxiacético (2,4-D), una auxina sintética muy utilizada como herbicida. El ácido nafthalenacético (ANA), otra auxina sintética, se usa normalmente para inducir la formación de raíces adventicias en esquejes y para reducir la caída de frutos en algunos cultivos. Las auxinas sintéticas, a diferencia del AIA, no son fácilmente degradadas por las enzimas naturales de las plantas ni por los microorganismos, y por lo tanto son más apropiadas para el uso comercial.

la fresa para totalmente de crecer. Si se deja una estrecha banda de semillas, el fruto (en el caso de la fresa formado por el receptáculo carnoso) desarrolla un círculo abombado en el área ocupada por las semillas.

nos como los azúcares u otros reguladores del crecimiento vegetal.

La auxina y el cámbium vascular

que dentro de la planta la auxina se transporta activamente desde los ápices de los brotes hacia la base de la planta; o sea, en sentido basípeto. Normalmente se mueve atravesando conjuntos de tejidos, en vez de a través de los conductos del xilema y del floema (vasos y tubos cribosos, respectivamente). Presumiblemente el proceso de transporte implica una interacción del AIA con las membranas plasmáticas de las células vegetales.

La aplicación de auxina causa una gran variedad de efectos, distintos según el tiempo de aplicación, la especie de la que se trate, y, especialmente, del tejido implicado. Al igual que muchos otros compuestos fisiológicamente activos, la auxina es tóxica a concentraciones elevadas. El herbicida 2,4-D es una auxina sintética; una de las muchas que se han fabricado comercialmente para una gran variedad de aplicaciones (Figura 24-4).

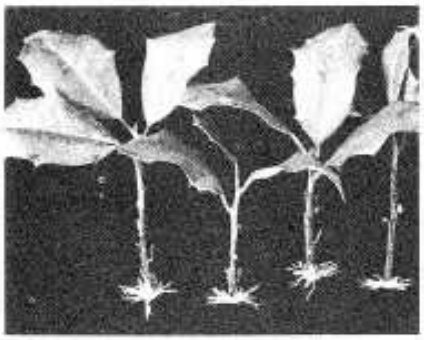
La auxina y la diferenciación celular

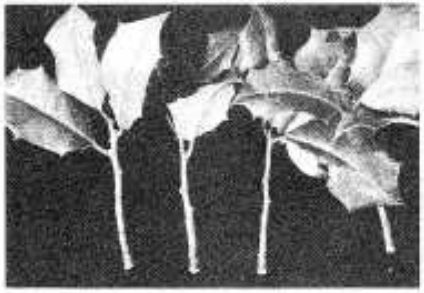
La auxina tiene una clara influencia en la diferenciación del tejido vascular del vástago en crecimiento. Si se extrae una cuña de un tallo de *Coleus* de forma que los haces vasculares queden separados, a partir de células de la médula del tallo se forman nuevos tejidos vasculares que conectan la parte superior del corte con la inferior. Si se arrancan las hojas y las yemas que están por encima de la herida, la formación de nuevas células se retrasa. Si se añade AIA el pecíolo de la hoja arrancada situada inmediatamente por encima de la extracción, la formación de tejido vascular se reanuda. Del mismo modo, la auxina desempeña un papel importantísimo en la conexión de los haces vasculares de las hojas que se empiezan a desarrollar con los haces de los tallos.

En los callos se observan efectos parecidos. (Un *callo* es una masa de células indiferenciadas que se forma en las heridas de las plantas o en los cultivos de tejidos a partir de células aisladas.) Si se inserta una yema sobre un callo de médula de lila (*Syringa*) se induce la formación de tejido vascular en el callo. De igual manera se forman tejidos vasculares si el callo crece en un medio que contenga auxina y azúcar (el azúcar es necesario porque el callo no tiene células fotosintéticas). Finalmente, tal como descubrieron R. H. Wetmore y sus colaboradores, ajustando la cantidad de azúcar que contiene el medio se puede inducir la formación de xilema solo, de xilema y de floema, o de floema solo. Una baja concentración de sacarosa (del 1,5 al 2,5 por ciento) favorece la formación de xilema, una del 4 por ciento, la formación de floema, y una concentración intermedia favorece la formación de ambos tipos de tejido. Estos datos ilustran la sutileza de la función reguladora del crecimiento y pone de manifiesto que los factores que lo regulan *nunca* actúan en solitario, sino que operan acompañados de otros factores interacción celular: un efecto rápido, a corto plazo, provocado por el crecimiento en medio ácido y un efecto continuado a través de la regulación de la expresión génica. De hecho, se ha demostrado que la auxina provoca la

En las plantas leñosas las auxinas inducen el crecimiento del cámbium. Cuando en primavera la zona meristemática de un brote empieza a crecer, la auxina que desciende desde el ápice del brote induce la división de las células cambiales, que forman floema y xilema secundarios. De nuevo, estos efectos en el cuerpo vegetal están modulados por otras sustancias reguladoras del crecimiento.

Los experimentos en los que se hace una aplicación externa de AIA y giberelinas en plantas intactas indican que las interacciones entre auxinas y giberelinas determinan las tasas de producción relativas de floema





24-5
Los esquejes de acebo de la parte superior se trataron con auxina 21 días antes de que fuera tomada la fotografía. Los de la parte de abajo no fueron tratados. Observe el crecimiento de raíces adventicias en las plantas tratadas.

fico solo estimula el desarrollo del xilema. El floema se desarrolla con ácido giberélico solo, pero tanto el desarrollo del floema como el del xilema alcanzan un máximo con la presencia de ambas sustancias.

La auxina y el crecimiento de la raíz

La primera aplicación práctica que tuvieron las auxinas se relaciona con su efecto promotor de la formación de raíces adventicias (Figura 24-5). La práctica de sumergir esquejes en soluciones de auxina es importante económicamente, sobre todo en cultivos de plantas leñosas que se propagan vegetativamente a gran escala en viveros. Sin embargo, la aplicación de grandes cantidades de auxina alrededor de las raíces ya en fase de crecimiento, normalmente inhibe su crecimiento.

La auxina y el crecimiento de los frutos

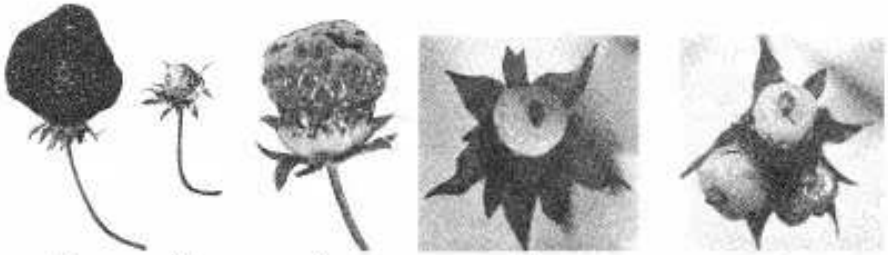
Las auxinas inducen el crecimiento de los frutos. Generalmente, si la flor no ha sido polinizada y no ha habido fecundación el fruto no se desarrolla. En algunas plantas la fecundación de una sola ovocélula es suficiente para que el fruto se desarrolle normalmente, pero en otras, como ocurre con las manzanas o los melones, que tienen muchas semillas, para que la pared del ovario madure y se vuelva carnosa tienen que haberse fecundado varias de las ovocélulas. En algunas especies, mediante la aplicación de auxina en la parte femenina de la flor se puede producir un fruto partenocárpico (del griego *parthenos*, que significa "virgen"), un fruto producido sin fecundación, como los tomates, los pepinos y las berenjenas sin semillas.

Según parece, las semillas en desarrollo son una fuente de auxina. En la fresa (*Fragaria ananassa*), si durante su desarrollo sacamos las semillas (que en realidad son aquenios) que se encuentran en los frutos, si se aplica auxina al receptáculo despojado de semillas el crecimiento es normal (Figura 24-6).

La auxina y la abscisión

La auxina se produce en las hojas jóvenes, pero aparentemente no tiene efectos directos sobre la tasa de crecimiento de la hoja. Sin embargo, afecta a la *abscisión*: la caída de las hojas o de otras partes de la planta. A medida que las hojas envejecen, ciertos iones y moléculas reutilizables, como los iones magnesio, los aminoácidos (derivados de proteínas) y los azúcares (algunos derivados del almidón) retornan al tallo. Entonces, por lo menos en algunas plantas, existen enzimas que rompen las paredes celulares de la capa de separación de la zona de abscisión, a lo largo de la base del pecíolo (ver Figura 22-32, página 435). Los cambios en la pared celular pueden incluir un debilitamiento de la lámina media y la hidrólisis de las propias paredes celulósicas. La separación puede estar precedida por una división celular. Si se da esta división, las paredes celulares que se acaban de formar son las más afectadas por el fenómeno de degradación. Debajo de la capa de separación se forma una capa protectora de células altamente suberificadas, que aísla a la hoja del cuerpo principal de la planta antes de que caiga. Finalmente, la hoja queda unida a la planta solamente por unas pocas fibras de tejido vascular que se romperán debido al engrosamiento de las células parenquimáticas de la capa de separación. Entre otros factores, la abscisión está correlacionada con una menor producción de auxina en la hoja; en muchas circunstancias, la absición puede evitarse mediante la aplicación de auxina.

El control de la abscisión de las hojas, las flores y los frutos es extremadamente importante en agricultura. La auxina y, más recientemente, el etileno se han utilizado industrialmente para tratar un gran número de



(a) (b) (c) (d) (e)

24-6
Fresa americana (Fragaria ananassa). (b) *Fresa a la cual se le han quitado las semillas.* (c) *Fresa en la que se dejaron tres hileras horizontales de semillas.* (d) *Crecimiento de una fresa inducido por una sola semilla en desarrollo.* (e) *Crecimiento inducido por tres semillas en desarrollo. Si se aplica una pasta con auxina a la fresa sin semillas, la fresa crece con normalidad.*

especies vegetales. Por ejemplo, la auxina impide la caída de las hojas y los frutos del acebo (*Ilex aquifolium*), y, por lo tanto, minimiza las pérdidas durante el transporte. La auxina también impide la caída de cítri-

pidió más DNA de esperma de arenque. Pero, ante la consternación de los investigadores, las preparaciones frescas no actuaban. Como último recurso, ensayaron con otra muestra vieja. También fue activa. Aparente-

24-7
Observe las similitudes entre la purina adenina y estas cuatro citocininas. La cinetina y la purina 6-bencilamina (BAP) son las citocininas sintéticas más

cos antes de la cosecha, un efecto muy importante en la producción de naranjas y pomelos. Por otra parte, grandes cantidades de auxina provocan la caída de los frutos, porque causan una producción de etileno elevada. En base a este hecho, la auxina se utiliza para el raleo de frutos en cultivos de olivos, manzanos y otros frutales.

La auxina y el control de las malas hierbas

Las auxinas sintéticas se han utilizado ampliamente para el control de las malas hierbas en suelos agrícolas. En términos económicos, actualmente esta es la utilidad práctica más importante de los factores reguladores del crecimiento. Aunque se emplean muchos productos, las fenoxiauxinas como el 2,4-D y sus derivados químicos representan aproximadamente el 20 por ciento de los herbicidas utilizados. El futuro uso de tales productos dependerá de varios factores, incluyendo su efectividad en relación al coste y su peligro real o potencial para la salud humana.

¿De qué modo las auxinas controlan la elongación?

La auxina aumenta la plasticidad de la pared celular. Cuando la pared celular se ablanda, la célula se dilata debido a su presión de turgencia. Conforme la presión de turgencia disminuye a causa de la expansión, la célula vegetal toma más agua y de este modo continúa engrosándose hasta que la pared opone suficiente resistencia. (Los factores implicados en la toma de agua se tratan en el Capítulo 4).

El ablandamiento de la pared celular se consigue mediante una compleja serie de interacciones. Uno de los primeros efectos del tratamiento con auxina implica cambios en el metabolismo celular que causan un rápido bombeo de protones a través de la membrana plasmática. La acidificación resultante de la pared celular induce, mediante un mecanismo desconocido, la hidrólisis de los enlaces que dan consistencia a la pared celular y, consecuentemente, las células pueden engrosarse cediendo a la presión de turgencia. La demostración de la llamada *hipótesis del crecimiento en medio ácido* ha sido un importante avance en la comprensión de la acción de la auxina. La apoyan muchas evidencias experimentales, incluyendo el efecto demostrado de la auxina en la secreción de protones, el hecho de que soluciones ácidas (pH 5,0 a 5,5) pueden causar una respuesta de elongación mimetizando la acción de la auxina, y la evidencia de que los amortiguadores de pH, que impiden la acidificación de la célula, inhiben el efecto elongador de la auxina.

A pesar de que la hipótesis del crecimiento en medio ácido explica la elongación inicial como respuesta a la auxina, no pueden explicar el efecto continuado de los tratamientos con auxina en las plantas. Actualmente muchos investigadores están de acuerdo en que la auxina tiene dos efectos diferenciados sobre la elonga-

expresión de por lo menos 10 genes específicos, todos ellos presumiblemente implicados en el crecimiento. Se sabe también que la auxina afecta concretamente a la fase de transcripción. Los efectos de la auxina sobre la expresión génica en las plantas parece ser similar a la que ejercen algunas hormonas en los animales.

LAS CITOCININAS

El descubrimiento de la auxina estimuló a los investigadores a buscar otras sustancias químicas reguladoras del crecimiento vegetal porque, análogamente a lo que ocurre en los animales, parecía imposible que el crecimiento y desarrollo vegetal estuvieran bajo el control de una sola hormona. Por ejemplo, se sabía que la auxina a menudo inhibía el crecimiento de las yemas laterales cuando se aplicaba a plantas decapitadas. ¿Había hormonas naturales que contrarrestaran el efecto de la auxina?

Folke Skoog y sus colaboradores de la Universidad de Wisconsin desarrollaron un método para estudiar la regulación hormonal de las yemas en crecimiento en tejidos y órganos vegetales aislados dentro de tubos de ensayo. Cuando se ponía un segmento de tallo de tabaco (*Nicotiana tabacum*) en un medio de cultivo que contenía azúcar, vitaminas, y varias sales, la división celular que se producía en la superficie cortada producía un callo indiferenciado y, en algunas ocasiones, una yema organizada que crecía hasta formar un tallo con hojas. La adición de auxina al medio, como era de esperar, inhibía la formación de la yema y su crecimiento. Por otra parte, la adenina promovía la formación de la yema en el cultivo tisular y contrarrestaba los efectos inhibitorios de la auxina. La concentración de adenina necesaria para la formación de una yema era muy elevada –demasiado elevada para que pudiera ser considerada una hormona– de forma que Skoog y sus colaboradores perseveraron en la identificación de sustancias de mayor actividad biológica.

Al principio Skoog y sus colaboradores trabajaron con coco (*Cocos nucifera*), porque Johannes van Overbeek, y más tarde F. C. Steward y su grupo de investigadores, habían demostrado que la leche de coco (el endosperma líquido) es una gran fuente de sustancias promotoras del crecimiento en cultivos de tejidos. Después de muchos años de esfuerzos, Skoog y sus colaboradores consiguieron una concentración mil veces mayor que la original de un factor de crecimiento, pero no pudieron aislarlo. Luego, cambiando su esquema de trabajo, probaron una gran variedad de sustancias purínicas –básicamente ácidos nucleicos– con la esperanza de encontrar una nueva fuente del material.

Siguiendo esta nueva línea de las investigaciones, Carlos O. Miller, entonces uno de los doctores que trabajaban con Skoog, buscó entre los frascos etiquetados con el nombre de ácido nucleico. Ensayó con uno en cuya etiqueta decía "DNA de esperma de arenque" y vio que provocaba la división de células de tabaco. Se

mente, el factor era un producto de la degradación del DNA. Luego comprobaron que varias preparaciones viejas de DNA, mejor dicho, envejecidas artificialmente sometiéndolas a calor en medio ácido, contenían sustancias que estimulaban la división celular.

Finalmente Miller, Skoog y sus colaboradores consiguieron aislar el factor de crecimiento de estas preparaciones de DNA e identificaron su naturaleza química. Debido a su papel en la citocinesis o división celular, denominaron a esta sustancia cinetina y dieron el nombre de *citocininas* al grupo de sustancias reguladoras del crecimiento al cual pertenece. La cinetina, según puede verse en la Figura 24-7, se parece a la purina adenina, la cual fue la pista que condujo a su descubrimiento. La cinetina, que probablemente no existe de forma natural en las plantas, tiene una estructura relativamente simple, y los bioquímicos pronto fueron capaces de sintetizar otros compuestos similares que se comportan como las citocininas. Finalmente se aisló una citocinina natural de granos de maíz (*Zea mays*), denominada *zeatina*. La zeatina es la citocinina más activa de entre las naturales, pero se han producido citocininas sintéticas aún más activas.

En la actualidad se han aislado citocininas de muchas especies diferentes de plantas con semilla, principalmente en tejidos de división activa como los de semillas, frutos y raíces. También se han encontrado hormonas de este tipo en la savia que emerge de los cortes, roturas u otras clases de heridas en muchos tipos de plantas. Recientemente se han identificado citocininas en dos plantas vasculares sin semilla, en un equiseto (*Equisetum arvense*) y en el helecho *Dryopteris crassirhizoma*.

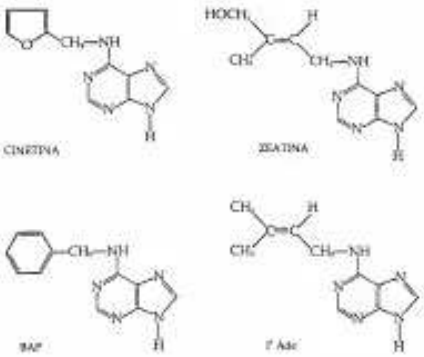
Aunque las aplicaciones prácticas de las citocininas no están tan extendidas como las de las auxinas, han sido muy importantes en la investigación del desarrollo vegetal. Como quiera que las citocininas son una sustancia clave en los métodos de cultivo de tejidos (ver páginas 482 y 483), indudablemente serán extremadamente importantes en la biotecnología del futuro. El tratamiento de yemas laterales con citocininas a menudo provoca un crecimiento de estas yemas, aun en presencia de auxina, modificando así la dominancia apical.

Las citocininas y la división celular

Los estudios sobre las interacciones entre auxinas y citocininas han ayudado a los fisiólogos vegetales a comprender cómo actúan las hormonas vegetales para producir el crecimiento integral de la planta. Según parece, la célula vegetal indiferenciada puede seguir dos caminos: puede crecer, dividirse, crecer y dividirse de nuevo, o puede alargarse sin dividirse. La célula que se divide repetidamente permanece esencialmente indiferenciada, o en estado embrionario, mientras que la célula que se alarga tiende a diferenciarse o especializarse. En estudios hechos con cultivos de tejidos de tallo de tabaco la adición de AIA al tejido produjo una

utilizadas. *La zeatina y la i⁶ Ade se han aislado de vegetales.*

ADENINA



rápida expansión celular, de manera que se formaron células gigantes. La cinetina sola no tuvo ningún efecto, o fue mínimo. El AIA y la cinetina juntos provocaron una rápida división celular, de manera que se formaron muchas células indiferenciadas relativamente pequeñas. En otras palabras, la adición de cinetina, junto a AIA (aunque no cinetina sola), hace que las células sean meristemáticas.

En otras investigaciones realizadas con cultivos tisulares de tubérculo de aguaturma (*Helianthus tuberosus*) se demostró que una tercera sustancia, el ion calcio, puede modificar la acción de la combinación auxina-citocinina. En este estudio, AIA más concentraciones bajas de cinetina favorecieron el crecimiento celular, pero, si se añadía Ca^{2+} al cultivo, el patrón de crecimiento cambiaba claramente: pasaba a dominar la división celular. Las altas concentraciones de calcio impiden que la pared celular se expanda y en tales condiciones la célula cambia su rumbo y se divide. Por lo tanto, no sólo las hormonas modifican los efectos de las hormonas, sino que a su vez los efectos conjuntos de las hormonas se ven modificados por factores no hormonales, como el calcio.

Los adelantos en la investigación de las hormonas y en la bioquímica del DNA han hecho posible manipular la constitución genética de las plantas por vías específicas. El término *biotecnología* se utiliza para describir la aplicación práctica de esta capacidad. Uno de los procedimientos más importantes en biotecnología es el cultivo de tejidos, que sólo es posible gracias a nuestro conocimiento sobre las hormonas que regulan el desarrollo. En casos ideales, el cultivo de tejidos se utiliza para obtener plantas enteras a partir de células individuales, alteradas genéticamente. El cultivo de tejidos puede entonces ser utilizado para obtener copias idénticas (*clones*) de esas plantas, tantas como se desee, en un período corto de tiempo.

Actualmente, el mayor impacto de los cultivos de tejidos corresponde al campo de la multiplicación vegetal que se conoce con el nombre de propagación clonal puesto que los individuos producidos son genéticamente idénticos. Básicamente hay tres métodos de propagación mediante cultivo de tejidos. Todos se aprovechan del control sobre el desarrollo que ejercen las hormonas vegetales:

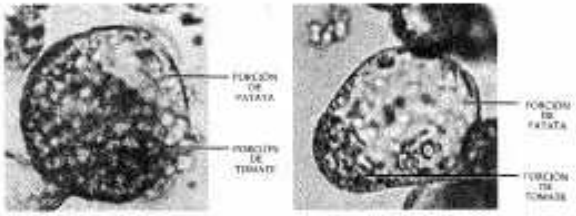
1. *Regeneración a partir de callos y/o protoplasto.* Las plantas que pueden multiplicarse con este método son los organismos óptimos para la biotecnología. Basado en la investigación de Folke Skoog y sus colaboradores, este método utiliza citocinina para provocar la formación de brotes en crecimiento sobre masas desorganizadas de tejido parenquimático (callos). Luego, los brotes pueden tratarse con auxina para provocar la formación de raíces, y las plantas resultantes ya pueden trasplantarse al suelo. La regeneración a partir de callos se demostró por primera vez con tabaco y luego con otras plantas de la familia Solanáceas, como la patata y la petunia. Aunque se ha logrado regenerar algunas otras pocas plantas (como los girasoles, las bocas de dragón y la mostaza) la técnica presenta todavía limitaciones.

La aplicación más elegante en los últimos años del cultivo de tejidos en biotecnología es la regeneración de plantas a partir de protoplastos a los que se les ha despojado de la pared celular mediante digestión enzimática. Los genetistas utilizan los protoplastos de dos maneras distintas. En uno de los métodos, denominado fusión celular, se fusionan dos protoplastos de dos plantas diferentes, y se produce una célula híbrida. La primera planta creada con esta técnica fue un híbrido de tabaco. Por fusión celular también se han producido híbridos interespecíficos dentro de un mismo género, incluyendo a petunias, zanahorias y patatas. Además con este método también se han producido híbridos intergenéricos entre patata y tomate, ambos miembros de la familia Solanáceas.

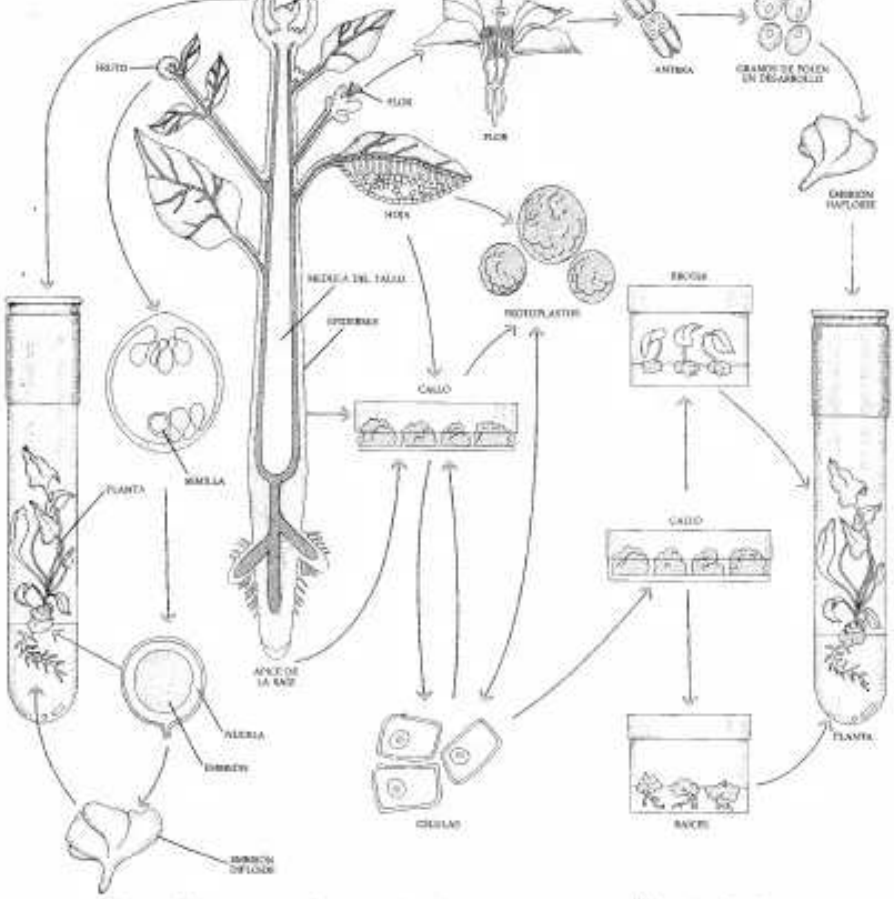
El segundo método en el que se usan protoplastos utiliza el plásmido Ti de la bacteria causante del tumor del cuello de la raíz (*Agrobacterium tumefaciens*) o alguna otra técnica para inyectar DNA que introduzca genes específicos dentro del protoplasto. Entonces se utilizan las técnicas de cultivo de tejidos para regenerar plantas a partir de protoplastos individuales. Este tipo de manipulación genética ya ha logrado producir plantas de tabaco y girasol resistentes a los herbicidas, y se tratará con más detalle en el Capítulo 30.

2. *Embriogénesis somática.* Es un importante experimento diseñado por F. C. Steward de la Universidad de Cornell, se utilizó el cultivo de tejidos para producir embriones de zanahoria a partir de células individuales de la raíz. El método, denominado *embriogénesis somática*, porque los embriones surgen de células vegetativas (somáticas), es un extraordinario ejemplo de la *totipotencia* de las células vegetales. La totipotencia es la capacidad inherente de una sola célula de aportar el programa genético necesario para el desarrollo directo de un individuo entero. La embriogénesis somática también es una herramienta versátil para la propagación clonal, ya que se ha utilizado con éxito con una gran variedad de plantas, como por ejemplo el maíz, el trigo y el sorgo.

3. *Multiplicación del brote.* Este método se aprovecha del papel de las citocininas como factor de crecimiento de los brotes y de su antagonismo a la auxina en lo que respecta al control de la dominancia apical. Los ápices de brotes en crecimiento de los cultivos tisulares se exponen a una concentración de citocinina lo suficientemente elevada como para mantener el crecimiento de los brotes, pero también para estimular el desarrollo de yemas laterales en las axilas de las hojas. Mediante esta técnica, se pueden producir varios brotes a partir de un solo brote en unas pocas semanas de cultivo. Después de la subdivisión, cada brote se utiliza para producir brotes nuevos, o se pueden enraizar con un tratamiento de auxinas. En particular, Toshio Murashige, de la Universidad de California en Riverside, ha explotado este método de propagación vegetal. Normalmente se utiliza para multiplicar helechos, orquídeas y plantas leñosas de la familia Ericáceas (rododendros, azaleas y brezos) y de la familia Rosáceas (manzanos, rosales y fresas).



Protoplastos formados mediante fusión de protoplastos de tomate y de patata. La porción que corresponde al tomate puede reconocerse por los cloroplastos verdes, que se encuentran en los protoplastos aislados del mesofilo del tomate. La porción que corresponde a la patata es incolora, porque los protoplastos aislados de la patata sólo contienen proplastos. (Estudios hechos por Georg Melchers, María D. Sacristán y Anthony A. Holder. El profesor Melchers trabaja en el Instituto Max-Planck de Biología en Tübingen, República Federal de Alemania.)

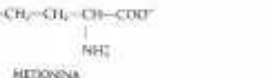


Teóricamente cualquier célula vegetal, excepto las no nucleadas o las que están envueltas por una pared rígida lignificada, son capaces de regenerar el organismo del cual derivan, por eso se denominan totipotentes. Los grupos de células similares forman tejidos, los tejidos y los sistemas de tejidos están organizados en órganos, y la disposición espacial de los órganos constituye el organismo. Las plantas se pueden regenerar in vitro a partir de órganos (ápices de raíces y vástagos, yemas laterales y yemas vestigiales, primordios foliares, embriones en desarrollo, catafilos, etc.); tejidos (médula, corteza, epidermis, floema, nucela); células (parénquima, colénquima, granos de polen uni o binucleados); y protoplastos. El esquema ilustra algunas de las vías para conseguir la regeneración de una planta completa.

Las citocininas y la formación de órganos en cultivos tisulares

En presencia de altas concentraciones de auxina el tejido calloso se transforma, a menudo, en raíces orga-

les, propician la hipótesis de que la senescencia de las hojas, y probablemente de otras partes de la planta, se debe a que los segmentos de DNA van quedando progresivamente "fuera de servicio", con la consi-



La historia "botánica" del etileno, un hidrocarburo simple ($H_2C=CH_2$), se remonta al siglo XIX, cuando las calles de las ciudades se alumbraban con lámparas de gas. En Alemania se llegó a la conclusión que el gas

nizadas. En callos de médula de tabaco las concentraciones relativas de auxina y de cinetina determinan la formación de raíces o de yemas. Si la concentración de auxina es más elevada se forman raíces; si es más elevada la concentración de cinetina se forman yemas; y si ambas concentraciones son aproximadamente iguales el callo continúa produciendo células indiferenciadas (Figura 24-8).

Las citocininas y la senescencia de la hoja

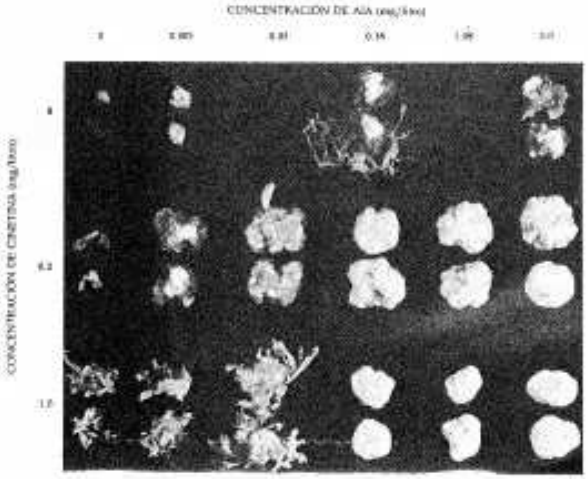
En la mayoría de las especies vegetales las hojas se vuelven amarillentas tan pronto han sido separadas de la planta. Este color, que se debe a la pérdida de clorofila, puede evitarse mediante citocininas. Las hojas del cadillo (*Xanthium strumarium*), por ejemplo, se vuelven amarillas al cabo de unos diez días si cuando se arrancan se dejan en agua. Si se añade cinetina al agua (10 mg por litro) se conserva gran parte de la clorofila y se mantiene la apariencia fresca de la hoja. Si se arrancan hojas y se rocían con una solución de cinetina, las zonas rociadas permanecen verdes, mientras que el resto de la hoja amarillea. Además, si una hoja rociada con citocininas contiene aminoácidos radiactivos, marcados con ^{14}C, se puede demostrar que los aminoácidos migran hacia las zonas tratadas con citocininas desde otras partes de la hoja. Estos estudios, que también se han hecho con rábanos y otros vegeta-

guiente mengua en la producción de RNA mensajero y en la síntesis de proteínas. Tales hipótesis llevaron a proponer que las citocininas impiden que el DNA quede fuera de servicio y por lo tanto inducen la síntesis continuada de enzimas y la producción continua de compuestos como la clorofila.

Una interpretación de la prevención por parte de las citocininas de la senescencia en las hojas que han sido separadas de la planta es que las hojas normalmente no sintetizan la citocinina suficiente para satisfacer sus requerimientos. Por lo tanto, una importante cuestión que aun permanece sin resolver se refiere al sitio, o sitios, en que se producen las citocininas en la planta. Algunas evidencias indican que la raíz podría ser probablemente un lugar de producción. La región inferior al ápice de los brotes, en donde se produce una rápida elongación celular, podría ser un segundo lugar de producción. El fruto también es un lugar de producción de citocininas, por lo menos durante las primeras etapas de su desarrollo.

¿Cómo actúan las citocininas?

Desde el aislamiento de las primeras citocininas a partir de ácidos nucleicos, los fisiólogos vegetales han sospechado que estas hormonas podrían estar relacionadas de algún modo con los ácidos nucleicos. Las moléculas de RNA de transferencia (tRNA) contienen un determinado número de bases atípicas (ver Figura 8-8, pág-



24-8
Efecto del incremento de la concentración de AIA a diferentes niveles de cinetina sobre el crecimiento y la formación de órganos de callos de tabaco cultivados en agar nutritivo. Observe que sin añadir AIA ni cinetina el crecimiento es mínimo. Las concentraciones altas de AIA inducen la formación de raíz, mientras que reprimen la formación de yemas tanto si se aplican solas o en combinación con cinetina. Para inducir el desarrollo de yemas las altas concentraciones de cinetina fueron más efectivas que las bajas, pero ambas concentraciones de cinetina fueron demasiado elevadas para inducir el crecimiento de raíz.

24-9
Biosíntesis del etileno. Aquí comenzamos con la metionina, que es su precursor en todos los tejidos vegetales de plantas superiores. El precursor inmediato del etileno es el ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico.

na 124). Algunos tipos de RNA de transferencia incorporan a su molécula la citocinina natural i⁶Ade (⁶N-isopenteniladenina), que es ya de por sí una base atípica. Por ejemplo, se encuentra i⁶ Ade en posición inmediatamente adyacente al anticodón de las moléculas de tRNA para la serina y la tirosina. De momento se desconoce si el hecho de tener esta posición en el tRNA está relacionado con su actividad estimuladora de la división celular. Se sabe que el efecto último de las citocininas está relacionado con cambios en la expresión génica, probablemente a nivel de control de la transcripción.

EL ETILENO

Durante unos años, el descubrimiento de la auxina llevó, más o menos directamente, al aislamiento de la cinetina y al estudio de los efectos de las citocininas sobre el crecimiento y el desarrollo de los vegetales. Por otro lado, mucho antes de que se descubriera su relación con las auxinas, se sabía que el etileno tenía ciertos efectos sobre las plantas; es decir, mucho antes de que se considerara como una hormona vegetal.

escapado de las conducciones era la causa de la defoliación de los árboles de sombra de las calles. A medida que el uso del gas para iluminar las calles se fue haciendo extensivo, más estudiosos señalaban este fenómeno.

En 1901, Dimitri Neljubov, un graduado del Instituto Botánico de la Universidad de San Petesburgo, demostró que el etileno era el agente activo del gas de alumbrado. Neljubov demostró que la exposición de plántulas de guisante (o arveja) al gas provocaba un crecimiento de los tallos en dirección horizontal. Cuando se probaron individualmente los distintos componentes del gas se observó que todos eran inactivos excepto el etileno, que causaba el crecimiento horizontal a concentraciones en el aire de tan solo 0,06 partes por millón (ppm). Otros investigadores confirmaron los descubrimientos de Neljubov, y actualmente es de sobra conocido que el etileno influye en muchos, sino todos, los aspectos del crecimiento, desarrollo y senescencia de los vegetales.

El etileno, aunque es un gas en las condiciones de temperatura y presión fisiológicas, se disuelve algo en el citoplasma y se considera una hormona vegetal porque es un producto natural del metabolismo y porque interactúa con otras hormonas vegetales a muy bajas concentraciones. Los efectos del etileno se observan de manera muy evidente durante los periodos críticos del ciclo vital de la planta –maduración del fruto, abscisión de frutos y hojas y senescencia.

Actualmente, el etileno es la hormona más fácil de ensayar. Como es un gas que liberan los tejidos no se necesita ningún proceso de extracción o purificación antes de someterlo a análisis por cromatografía de gases. La biosíntesis del etileno empieza con el aminoácido metionina, que reacciona con ATP para formar un compuesto llamado S-adenosilmetionina, abreviadamente SAM (Figura 24-9). Luego la SAM se desdobla en dos moléculas diferentes, una de las cuales tiene un anillo de tres átomos de carbono. Esta sustancia, denominada ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), se convierte en etileno, CO_2 y amonio gracias a la acción de los enzimas del tonoplasto. Parece que la reacción de formación del ACC es el paso que se ve afectado por algunos tratamientos que estimulan la producción de etileno en los tejidos vegetales (por ejemplo, altas concentraciones de auxina, daños por contaminación ambiental, heridas).

El etileno y la maduración de los frutos

La maduración del fruto implica un cierto número de cambios. En los frutos carnosos, la clorofila se degrada y se pueden formar otros pigmentos que cambien su coloración. Simultáneamente, la parte carnosa se ablanda. Este cambio es el resultado de la digestión enzimática de la pectina, el componente principal de la lámina media de la pared celular. Cuando la lámina media se ha debilitado, las células pueden deslizarse unas sobre otras. Durante el mismo periodo de tiempo,

el almidón y los ácidos orgánicos o, como en el caso del aguacate, los aceites, se metabolizan en azúcares. Como consecuencia de estos cambios los frutos se vuelven conspicuos y sabrosos y, por lo tanto, atractivos para los animales que los comen y dispersan las se-

ción de los tomates que se recogen verdes, se almacenan en ausencia de etileno y se tratan con etileno justo antes de su salida al mercado. También se utiliza para acelerar la maduración de nueces y uvas.

citocininas. Además, para que una planta crezca y se desarrolle de manera normal es necesario que se produzca una regulación hormonal compleja, que implica a citocininas, giberelinas y ácido abscísico, además de

De momento el ácido abscísico no tiene ninguna utilidad práctica, debido quizá a los limitados conocimientos que tenemos de su fisiología y su bioquímica. En el futuro puede ser muy importante en las prácticas

que para los animales que los comen y dispersan las semillas.

Durante la maduración de muchos frutos —como los tomates, los aguacates y las manzanas y las peras— se produce un gran incremento de la respiración celular, evidenciado por un aumento en el consumo de oxígeno. Esta fase se conoce con el nombre de *climaterio*, y los frutos que la sufren reciben el nombre de frutos climatéricos. (Los frutos que maduran gradual y constantemente, como los cítricos, las uvas y las fresas, reciben el nombre de frutos no climatéricos.) La relación entre el climaterio y el resto de los procesos de maduración del fruto se desconoce, pero la maduración puede retrasarse rebajando la intensidad del climaterio. En algunos frutos este efecto se consigue exponiéndolos a bajas temperaturas, y en algunos incluso se consigue detenerlo definitivamente. Los frutos se pueden almacenar mucho tiempo en el vacío. En estas condiciones, la cantidad de oxígeno disponible es mínima, la respiración celular se reduce y se desprende muy poco etileno, que es un factor acelerador del climaterio. Después del climaterio empieza la senescencia, y el fruto se vuelve susceptible a los ataques de hongos y de otros microorganismos.

A principios del siglo XX muchos fruticultores hacían un tratamiento para mejorar el color de los cítricos y hacerlos más dulces; consistía en "curarlos" en un recinto con una estufa de queroseno. (Mucho antes los chinos maduraban la fruta en estancias donde se quemaba incienso.) Durante mucho tiempo se creyó que el calor era el causante de la maduración de la fruta. Algunos fruticultores ambiciosos que instalaron modernos equipos calefactores constataron con pesar que no era así. Diversos experimentos demostraron que, en realidad, los responsables eran los productos resultantes de la combustión incompleta del queroseno. De los gases que produce la combustión, el más activo es el etileno. Una concentración de etileno en el aire tan pequeña como es una parte por millón acelera el comienzo del climaterio.

En 1910 ya se señaló que los gases que emanan de las naranjas aceleran la maduración de los plátanos, pero el etileno no se identificó como un producto natural de muchos frutos y tejidos vegetales hasta 25 años después. Las cantidades que producen las plantas son muy pequeñas, por lo que tuvieron que desarrollarse métodos analíticos muy precisos antes de poder demostrar que la producción de etileno se inicia antes que el climaterio, aun cuando las máximas cantidades coinciden con el climaterio. Cuando esto quedó bien establecido el etileno empezó a considerarse sin reservas como un regulador natural del crecimiento vegetal. Actualmente se ha encontrado etileno en frutos (en todos los que se han analizado), flores, hojas, tallos con hojas y raíces de muchas especies vegetales, y también en algunas especies de hongos.

El efecto del etileno sobre la maduración de los frutos tiene mucha importancia en agricultura. El etileno se utiliza en gran medida para provocar la madura-

El etileno y la abscisión

El etileno estimula la abscisión de las hojas, las flores y los frutos en muchas especies vegetales. Presumiblemente, en las hojas, el etileno activa los enzimas que provocan la disolución de la pared celular asociada a la abscisión. El etileno se utiliza industrialmente para facilitar la separación de los frutos en cultivos de cerezas, moras, uvas y arándanos, haciendo posible la recolección mecánica. En ciruelos y melocotoneros también se utiliza en los raleos de fruto.

El etileno y la expresión del sexo

Parece que el etileno desempeña un papel muy importante en la determinación del sexo de las flores en las plantas monoicas (plantas que tienen flores masculinas y femeninas sobre el mismo individuo). En las Cucurbitáceas, por ejemplo, los niveles altos de giberelinas se asocian a la masculinización, pero un tratamiento con etileno cambia la expresión sexual a favor de la feminización de la flor. En el pepino (*Cucumis sativus*) se encontró que las yemas florales femeninas contenían más etileno que las yemas florales masculinas. Además, los pepinos que estaban en condiciones lumínicas de día corto, que provocan feminización, liberaban mucho más etileno que los que estaban en condiciones de día largo. Parece, pues, que en las Cucurbitáceas el etileno está relacionado con la regulación de la expresión sexual provocando la feminización de las flores.

El etileno y la auxina

A determinadas concentraciones, la auxina provoca una explosión de producción de etileno en ciertas partes de algunas plantas. Se cree que algunos de los efectos que habían sido atribuidos a la auxina en frutos y flores deben atribuirse a su acción en la producción de etileno.

La forma y el tamaño de la célula están en parte, regulados por la interacción de la auxina con el etileno; ambas hormonas regulan la expansión celular por vías opuestas. En el guisante (*Pisum sativum*), por ejemplo, las concentraciones de AIA que estimulan la deposición en la pared celular de microfibrillas orientadas transversalmente provocan la elongación del tallo, pero restringen el crecimiento lateral. En cambio, las concentraciones altas de AIA, que inducen una mayor producción de etileno y estimulan la deposición de microfibrillas orientadas longitudinalmente, producen un crecimiento radial considerable y un engrosamiento del tallo.

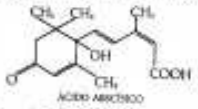
Es importante señalar que la forma y el tamaño final de las células, que están influenciados por el etileno, no sólo son el resultado de la interacción de esta hormona con la auxina, sino también con el ácido giberélico y las

auxinas y etileno.

EL ÁCIDO ABSCÍSICO

En algunas ocasiones la supervivencia de la planta depende de la propia capacidad de restringir el crecimiento o la actividad reproductora. Tras los primeros descubrimientos de hormonas estimuladoras del crecimiento los fisiólogos vegetales empezaron a especular con la posibilidad de que existieran hormonas reguladoras del crecimiento con funciones inhibitorias. Finalmente, en 1949 se descubrió que las yemas en estado de latencia del fresno y de la patatera contenían grandes cantidades de sustancias inhibidoras. Tales sustancias bloqueaban la acción del AIA en coleoptilos de *Avena*. Cuando la latencia de las yemas finalizaba, la cantidad de inhibidores descendía. Dichos inhibidores recibieron el nombre de *dorminas*.

Durante la década de los sesenta, varios investigadores descubrieron sustancias capaces de acelerar la abscisión en hojas y en frutos. Una de ellas, que fue llamada abscisina, se pudo identificar químicamente. En 1965 también se identificó químicamente una de las dorminas, y se descubrió que la abscisina y la dormina correspondían al mismo compuesto. Actualmente este compuesto recibe el nombre de *ácido abscísico*.



El ácido abscísico (ABA) se obtiene principalmente de las partes inferiores de los frutos, de la base del ovario. El fruto del algodón (*Gossypium*) es particularmente rico en ABA. Las cantidades más elevadas de ácido abscísico se dan durante la caída de los frutos. El ácido abscísico que se produce en las células centrales de la caliptra de la raíz está implicado en la respuesta de las raíces a la gravedad (ver página 494).

Mediante la aplicación de ácido abscísico a las yemas vegetativas, los primordios foliares se transforman en catafilos y la yema pasa a ser invernante. Las giberelinas pueden contrarrestar sus efectos inhibitorios. El ácido abscísico, que parece provocar una disminución general en la producción de proteína, inhibe la producción de alfa-amilasa, un enzima inducido por las giberelinas en la semilla de cebada (*Hordeum vulgare*). Por otra parte, parece que la auxina actúa interaccionando con la membrana plasmática y acelerando la producción de enzimas específicos. Por consiguiente, la auxina es un claro antagonista del ácido abscísico.

Si se rocía una hoja con una solución de ácido abscísico, las zonas que se mojan se vuelven amarillentas rápidamente, aunque el resto de la hoja permanezca verde. Este es un efecto claramente opuesto al de las citocininas. Hasta el momento se desconoce si esta acción es directa o indirecta.

agrícolas, particularmente en regiones desérticas. Esto se debe a que la tolerancia de algunas plantas a las condiciones extremas, como la sequía, aparentemente puede estar relacionada directamente con su capacidad para producir ácido abscísico. Se sabe además que el ácido abscísico puede causar el cierre de los estomas de algunas plantas, evitando así las pérdidas de agua por transpiración y disminuyendo las necesidades hídricas totales de la planta. Si los genetistas pudieran incorporar estas características a una gran variedad de plantas, sería posible desarrollar nuevos cultivos de vegetales que crezcan con éxito en ambientes desérticos.

LAS GIBERELINAS

A diferencia de otras hormonas, el descubrimiento de las giberelinas no está estrechamente relacionado con el de las auxinas. De hecho, la historia de la investigación de las giberelinas es totalmente independiente del trabajo hecho con las auxinas.

En 1926, el mismo año en que Went realizaba sus primeros experimentos con bloques de agar, E. Kurosawa, en Japón, estudiaba una enfermedad del arroz (*Oryza sativa*) denominada "enfermedad enloquecedora de las plántulas", caracterizada porque las plántulas crecían desmesuradamente, eran endebles y macilentas y se quebraban con facilidad. Kurosawa descubrió que la causa de estos síntomas era una sustancia química producida por *Gibberella fujikuroi*, un hongo parásito de las plántulas. Esta sustancia recibió el nombre de *giberelina*, por el nombre genérico de su fuente.

La giberelina fue aislada e identificada químicamente por bioquímicos japoneses en la década de los treinta, pero no se le prestó demasiada atención hasta pasadas varias décadas. Posteriormente, en 1956, se logró por primera vez el aislamiento de la giberelina a partir de una planta (de la semilla de judía, *Phaseolus vulgaris*) en vez de un hongo. Desde entonces se han aislado giberelinas de muchas especies vegetales y, en general, actualmente se cree que probablemente se encuentren en todas las plantas. Se presentan en cantidades variables en todos los órganos de la planta, pero las mayores concentraciones se encuentran en las semillas inmaduras. En la actualidad se han aislado e identificado químicamente más de 65 giberelinas. Varían algo en estructura (Figura 24-10), así como en actividad biológica. La más estudiada del grupo es la GA_3 (denominada ácido giberélico), que es la que también produce el hongo *Gibberella fujikuroi*.

Las giberelinas tienen efectos sorprendentes sobre el alargamiento del tallo en plantas intactas. La respuesta más general de las plantas superiores es un incremento notable del crecimiento de los brotes; a menudo los tallos se vuelven largos y delgados y las hojas palidecen. Las giberelinas estimulan tanto la división celular como la elongación celular, y afectan tanto a las hojas como a los tallos.

Las giberelinas y los mutantes enanos

Los resultados más manifiestos se observan cuando se aplican giberelinas a plantas con enanismo debido a un solo gen mutante (Figura 24-11). Cuando sufren un

Las giberelinas y la floración

Algunas plantas, como las coles o repollos (*Brassica oleracea* var *capitata*), las zanahorias (*Daucus carota*) y el beleño bienal (*Hyoscyamus niger*), forman rosetas antes

tratamiento con giberelinas es imposible distinguirlas de las plantas normales. En maíz, por ejemplo, se identificaron cuatro tipos diferentes de mutantes, y cada uno de ellos resultó ser defectuoso en un paso distinto de la ruta biosintética de las giberelinas. Los estudios de la bioquímica hormonal en estos mutantes ha llevado a una conclusión muy importante. Aunque las plantas de maíz contienen nueve compuestos diferentes que satisfacen la definición operativa de giberelina (esto es, provocan una respuesta de crecimiento), sólo el compuesto final de la ruta metabólica puede causar efectos directos. Las ocho giberelinas restantes necesitan ser metabolizadas antes de producir algún efecto.

Las giberelinas y las semillas

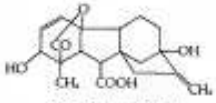
Las semillas de la mayoría de las plantas precisan de un período de latencia antes de poder germinar. En determinadas plantas, normalmente la latencia sólo puede interrumpirse por la acción del frío o de la luz. En muchas especies, como la lechuga, el tabaco y las avenas silvestres, las giberelinas pueden sustituir al frío o a la luz en la interrupción de la latencia, provocando así el crecimiento del embrión y la emergencia de la plántula. Concretamente, las giberelinas estimulan la elongación celular, posibilitando que la raíz rompa la cubierta seminal o la pared del fruto. Este efecto tiene al menos una aplicación práctica. El ácido giberélico acelera la germinación de la semilla y de esta manera asegura la uniformidad en la producción de la malta de cebada usada en la fabricación de cerveza.

Las giberelinas y la juventud

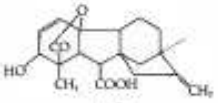
Los estadios juveniles de algunas plantas son diferentes de sus estadios adultos, y esto a menudo se refleja en las formas juveniles y adultas de las hojas. La judía (*Phaseolus*), una dicotiledónea anual, es un claro ejemplo de esta heterofilia: las hojas juveniles son simples, mientras que las adultas son compuestas (trifoliadas) (ver Figura 19-2 página 374). Entre las perennes, muchas especies de *Eucalyptus* presentan sorprendentes diferencias entre las hojas juveniles y las adultas (Figura 24-12).

24-11
La planta de la derecha se trató con giberelina; la de la izquierda sirvió de control. Estas plantas son una variedad enana de judía o frijol (Phaseolus vulgaris) llamada Contender.

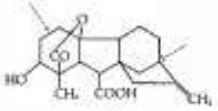
La hiedra (*Hedera helix*), una enredadera perenne, ofrece otro ejemplo familiar y ampliamente estudiado. Si se tiene ocasión de observar una hiedra en una pared, compárense las ramas superiores con las inferiores. La forma de las hojas es diferente, así como su comportamiento. Las ramas juveniles enraizan rápidamente; las ramas adultas no. Las ramas adultas florecen; las ramas juveniles no. Si se corta el meristema apical de una rama adulta, las yemas axilares se desarrollan y forman nuevas ramas adultas. Sin embargo, si aplicamos giberelinas a una de estas yemas, se desarrolla una rama típicamente juvenil.



ÁCIDO GIBERÉLICO (GA_3)



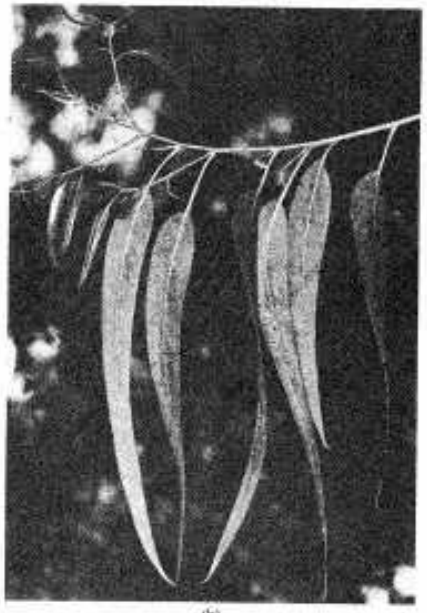
GA_1



GA_4

24-10
Tres de las más de 65 giberelinas que se han aislado a partir de fuentes naturales. El ácido giberélico (GA_3) es el más abundante en hongos y, en muchas pruebas, el más activo biológicamente. Las flechas indican las pequeñas diferencias estructurales que distinguen a los otros dos ejemplos de giberelinas, GA_1 y GA_4.

(a)



(b)

24-12
Hojas juveniles (a) y maduras (b) de Eucalyptus globulus, *en las que se pueden apreciar las grandes diferencias que puede haber dentro de una misma especie. Las hojas juveniles son opuestas y más blandas que las otras. Su única capa de parénquima en empalizada está situada justo por debajo de la epidermis superior. Las hojas maduras son duras, se disponen en espiral sobre el tallo, y penden verticalmente. En las hojas maduras, tanto la haz como el envés están expuestos a la luz, y existe parénquima en empalizada en las dos caras.*

Las giberelinas y el desarrollo del polen y de los frutos

En algunas plantas, entre las que figuran los lirios, las lobelias, las petunias y los guisantes, se ha demostrado

24-15
Con un tratamiento de giberelina (GA_3) puede inducirse la liberación de azúcar del endosperma. Estos datos muestran que los azúcares sólo se liberan cuando

24-13
Espigamiento de una col o repollo (Brassica oleracea var capitata) provocado por un tratamiento con giberelina. La planta de la derecha se trató una vez a la semana durante ocho semanas.

que las giberelinas estimulan la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico. Al igual que las auxinas, las giberelinas pueden ocasionar el desarrollo de frutos partenocárpicos, como por ejemplo en manzanas, grosellas, pepinos y berenjenas. En algunos frutos, como la mandarina, la almendra y el melocotón, las giberelinas favorecen la partenocarpia, mientras que las auxinas se muestran inefectivas. Sin embargo, la aplicación más importante de las giberelinas se encuentra en la producción de uva de mesa. En los Estados Unidos anualmente se aplican grandes cantidades de ácido giberélico en el cultivo de variedades de vid (*Vitis vinifera*) como la Thompson sin pepitas. Con el tratamiento se obtienen granos de uva más grandes y un racimo de apariencia más laxa (Figura 24-14).

¿Cómo actúan las giberelinas?

Los estudios más importantes sobre el mecanismo de acción de las giberelinas los llevaron a cabo simultáneamente investigadores de Japón, Austria y Estados Unidos. Tales estudios, que investigaron cada uno de los pasos de la germinación y las fases iniciales del crecimiento del embrión de la semilla de cebada, demuestran el papel clave que las giberelinas desempeñan en este proceso. Además, son uno de los mejores ejemplos para ilustrar cómo las hormonas integran la bioquímica y la fisiología de los diferentes tejidos de una planta entera.

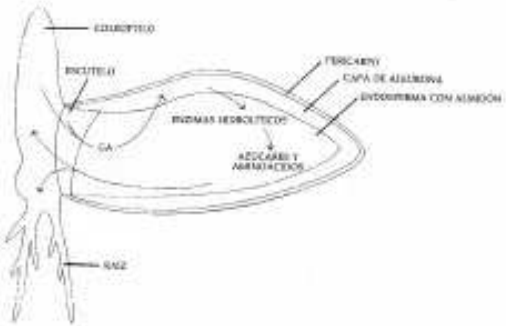
En las semillas de cebada (*Hordeum vulgare*) y de otras gramíneas, inmediatamente debajo de la cubierta seminal, hay una capa de células endospermáticas especializadas llamada capa de aleurona (ver Figura 19-4, página 376). Las células de la capa de aleurona son ricas en proteína. Cuando las semillas empiezan a germinar, proceso que se inicia con la imbibición de agua, el embrión libera giberelinas. En respuesta a dichas hormonas, las células de la capa de aleurona sintetizan enzimas hidrolíticas; la alfa-amilasa, que hidroliza el almidón en azúcares, es el más importante (Figura 24-15). Los enzimas digieren las reservas alimenticias que están almacenados en el endosperma rico en almidón. Estas reservas se liberan en forma de azúcares y de aminoácidos. El escutelo los absorbe y los transporta a las regiones del embrión que están creciendo (Figura 24-16). De este modo, el embrión obtiene las sustancias que necesita para crecer justo en el momento que las requiere.

Los investigadores creen que las giberelinas activan determinados genes, provocando la síntesis de moléculas de RNA mensajero específicas que, a su vez, dirigen la síntesis de enzimas. Sin embargo no se ha probado que las giberelinas actúen directamente sobre los genes, aunque se ha demostrado que existe síntesis tanto de RNA como de proteínas y que ambas son necesarias para la aparición de los enzimas. Cualesquiera que sean los detalles del mecanismo de acción de las giberelinas en las células de la capa de aleurona, está claro

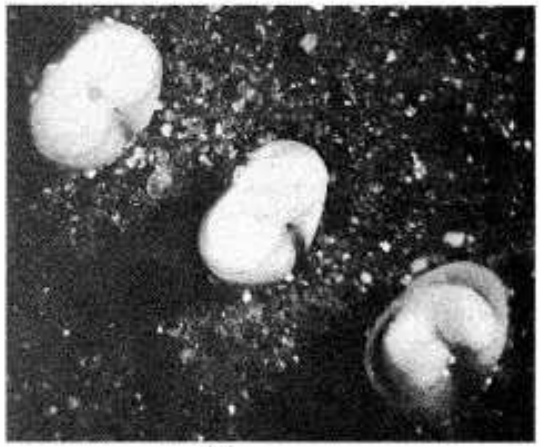
24-14
Efecto del ácido giberélico sobre la variedad Thompson de la vid (Vitis vinifera), una variedad sin pepita. El racimo de uvas más delgado no se trató, mientras que el más denso se trató con ácido giberélico.

la capa de aleurona está presente. De hecho, la capa de aleurona es la fuente del enzima alfa-amilasa, el enzima que digiere el almidón almacenado en el endosperma.

24-16
Acción del ácido giberélico (GA) en semillas de cebada. (a) El ácido giberélico (GA) producido por el embrión migra dentro de la capa de aleurona, estimulando la síntesis de enzimas hidrolíticos. Estos enzimas se liberan al endosperma que contiene almidón, donde hidrolizan las reservas del endosperma a azúcares y aminoácidos, que son sustancias solubles y difundibles. A continuación, los azúcares y los aminoácidos son absorbidos por el escutelo (cotiledón) y transportados al tallo y a la raíz para su utilización en el crecimiento. (b) Cada una de estas tres semillas se cortaron por la mitad y se les extrajo el embrión. Cuarenta y ocho horas antes de tomar la fotografía la semilla del borde superior izquierdo se trató con agua. La semilla del centro se trató con una solución de 0,002 partes por millón de giberelina, y la semilla del borde inferior derecho se trató con 0,1 partes por millón de giberelina. En las semillas tratadas con giberelina se observa que la digestión del almidón almacenado ya ha comenzado.



(a)

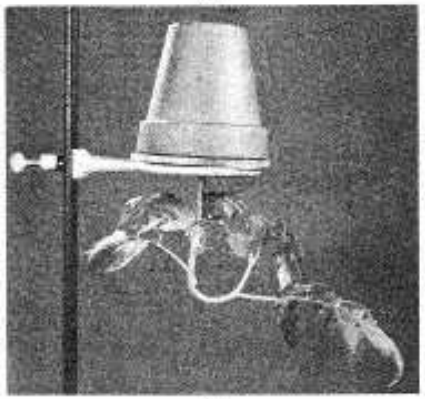


(b)

que produce un ápice en la oscuridad. Sin embargo, si continúa la exposición a la luz, la cantidad difundida desde el lado oscuro es mayor que la cantidad difundida desde el lado iluminado. Si se hiende el ápice y se

25-2
(a) Microfotografía de una sección longitudinal de la caliptra de una raíz primaria de judía o frijol, Phaseolus vulgaris. *Las flechas apuntan a los*

(a)



(b)

25-1
Respuestas gravitrópicas del vástago de una planta joven de tomate (Lycopersicon esculentum). *En (a) la planta se situó sobre un lado y se dejó en posición estacionaria, mientras que en (b) la planta se situó boca abajo y se sujetó con un aro. A pesar que originalmente estaban derechos, los tallos se curvaron y crecieron hacia arriba. Si a la planta que está en la maceta horizontal se le aplica una lenta rotación sobre el eje del tallo, no se producirá ninguna curvatura (ninguna respuesta gravitrópica); esto es, la planta continuará creciendo horizontalmente. ¿Puede explicar las diferencias en el crecimiento de la planta rotada horizontalmente respecto a las plantas (a) y (b)?*

coloca una barrera entre las dos partes, por ejemplo una lámina fina de vidrio, esta distribución diferencial de auxina no tiene lugar. En otras palabras, Briggs demostró claramente que la auxina (o quizá un precursor) migra desde el lado iluminado hacia el lado oscuro, y que es esta distribución desigual la que causa la curvatura del brote. Mediante diferentes experimentos hechos con AIA (ácido indolacético) marcado con ^{14}C se ha demostrado claramente que es la auxina la que migra.

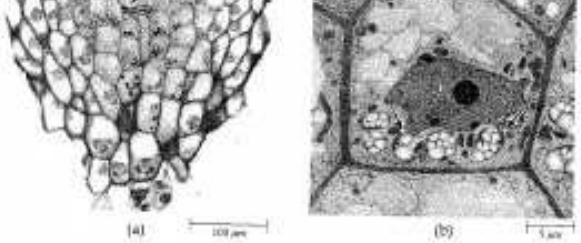
Se ha demostrado que la luz más eficaz en la inducción de la migración de esta hormona en el ápice del brote es la que está comprendida entre las longitudes de onda de 400 y 500 nanómetros. Esta observación indica que el efecto está mediado por un pigmento que absorbe la luz azul. La identidad de este fotorreceptor de luz azul (que también es intermediario de muchas otras respuestas en plantas y hongos) no se ha establecido definitivamente, pero las evidencias actuales indican que es un pigmento de color amarillo denominado flavina. De acuerdo con una hipótesis muy generalizada, de momento no demostrada, la luz azul provoca la reducción química de la flavina, que a su vez causa un transporte de electrones sobre la membrana plasmática; de manera que se establece un gradiente de pH.

Otro tropismo conocido es el *gravitropismo*, o geotropismo, una respuesta a la gravedad. Las plántulas manifiestan un gravitropismo muy notorio. Si se tumba una plántula, sus raíces crecerán hacia abajo (gravitropismo positivo) y su brote crecerá hacia arriba (gravitropismo negativo). Este mecanismo se explicó originalmente por la redistribución asimétrica de la auxina en favor del lado inferior mediante un transporte polar lateral de la molécula, desde el lado superior del órgano hacia el lado inferior. En estas condiciones, el lado inferior del vástago crecería hacia arriba (Figura 25-1). En la raíz, el lado superior se elongaría más que el lado inferior, y por lo tanto la raíz crecería hacia abajo. Cuando las dos partes de la planta están en posición vertical, las asimetrías laterales en la concentración de auxina desaparecerían, y el crecimiento continuaría en dirección vertical.

Actualmente se pone en duda la validez de esta hipótesis para la respuesta gravitrópica. Aunque se ha demostrado que el AIA sufre un transporte lateral hacia el lado inferior de los coleoptilos de maíz (*Zea*) y avena (*Avena*), y que, por lo tanto, se distribuye asimétricamente, la situación no está tan clara en los brotes de plantas dicotiledóneas. Además, no se ha demostrado claramente que por sí sola la distribución asimétrica de AIA en los coleoptilos de maíz y de avena pueda iniciar los cambios que se observan en la tasa de crecimiento.

Las asimetrías de los agentes reguladores del crecimiento en las raíces se conocen aún menos que en el vástago. Recientemente se ha demostrado que el AIA, las citocininas, las giberelinas y el ácido abscísico (ABA) se encuentran en las raíces, pero sus papeles fisiológicos no están claros. En las raíces también hay sustancias que inhiben el crecimiento, y por lo menos

amiloplastos (plastos que contienen almidón) sedimentados cerca de las paredes transversales de las células del corazón (columela) de la caliptra radicular. (b) Micrografía electrónica de las células del corazón de la caliptra radicular similares a las de (a). Aquí los amiloplastos (flechas) están localizados al fondo de cada célula, cerca de las paredes transversales.

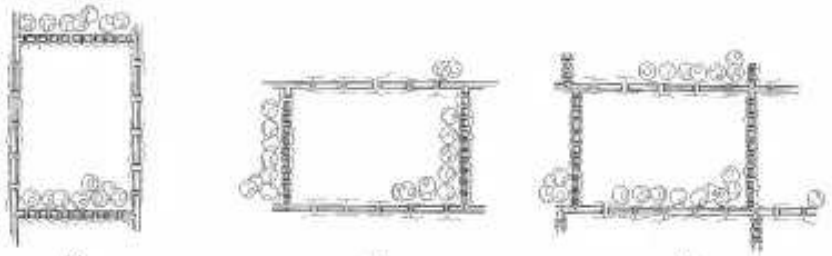


(a) (b)

una tiene su origen en la caliptra. La evidencia indica que un inhibidor que proviene de la caliptra puede estar implicado en la respuesta gravitrópica positiva de la raíz primaria.

Existen evidencias sustanciales de que la percepción de la gravedad está relacionada con la sedimentación de los amiloplastos (plastos que contienen almidón) dentro de células especializadas del vástago y de la raíz. Estas células se encuentran a todo lo largo del vástago, a menudo rodeando los haces vasculares (en las vainas vasculares). En las raíces, sin embargo, están localizadas en la caliptra, sobre todo en el corazón (columela) de la caliptra (Figura 25-2). Cuando una raíz se sitúa en posición horizontal los plastos, que están sedimentados cerca de las paredes transversales de las raíces de crecimiento vertical, se deslizan y pasan a reposar sobre las paredes que antes estaban orientadas verticalmente (Figura 25-3). Pasadas algunas horas, la raíz se curva hacia abajo, y los plastos retoman su anterior posición a lo largo de las paredes transversales. Todavía no se ha explicado convincentemente el mecanismo por el que el movimiento de estos sensores de la gravedad (estatolitos) se traduce en gradientes hormonales. Recientemente se ha sugerido que el calcio juega un papel clave al vincular la gravipercepción y el gravitropismo en las raíces a través de su control sobre el transporte hormonal. Se sabe que en los amiloplastos de las células de la columela hay iones calcio.

El *tigmotropismo* (del griego *thigma*, tocar), un tropismo menos aparente aunque común, es una respuesta al contacto con un objeto sólido. Uno de los efectos más comunes de tigmotropismo puede observarse en los zarcillos, que son hojas modificadas de algunas especies vegetales y tallos modificados de otras (ver pág-

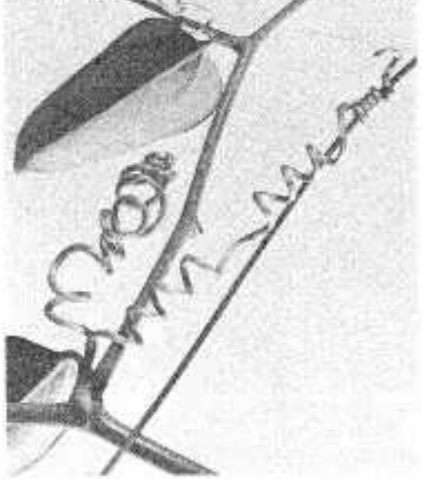


(a) (b) (c)

25-3
Este diagrama ilustra la respuesta a la gravedad de los amiloplastos (plastos que contienen almidón) en las células del corazón de la caliptra radicular. (a) Los amiloplastos normalmente están depositados cerca de las paredes transversales en la caliptra de una raíz que crece hacia abajo. Cuando la misma raíz se sitúa sobre uno de sus lados, (b) y (c), los amiloplastos se deslizan hacia las paredes que normalmente están en posición vertical, las cuales en este momento son paralelas a la superficie del suelo. La evidencia de este movimiento lleva a suponer que estas partículas desempeñan un importante papel en la producción de gradientes de sustancias controladoras del crecimiento encargados del crecimiento vertical de la raíz.

na 440). Los zarcillos se enrollan alrededor de cualquier objeto con el que se pongan en contacto (Figura 25-4), y, por lo tanto, capacitan a la planta para adherirse y trepar. La respuesta puede ser rápida: un zarcillo

Para dilucidar esta controversia se ha recurrido a un sinfín de experimentos en condiciones extraordinariamente variadas. Se han bajado organismos a profundas minas de sal, se han embarcado hacia el Polo Sur, se



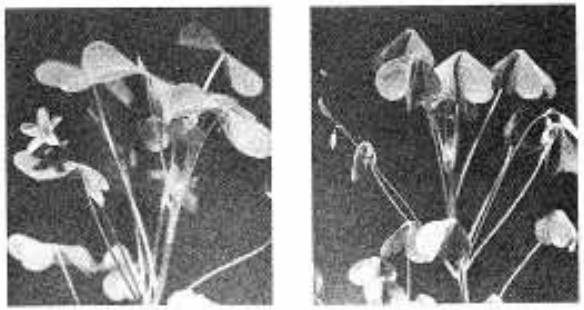
25-4
Zarcillo de zarzaparrilla (Smilax). *La causa del enrollamiento son las diferentes tasas de crecimiento de la parte interna y externa del zarcillo.*

puede enrollarse alrededor de un soporte en menos de una hora. Las células que contactan con el soporte se acortan ligeramente y las del otro lado se alargan. Algunas evidencias indican que la auxina interviene en esta respuesta.

Los estudios de M. J. Jaffe de la Wake Forest University, en Carolina del Norte, han revelado que los zarcillos de guisante o arveja *(Pisum sativum)* pueden almacenar información sensorial, recuperarla y responder pasado cierto tiempo. Por ejemplo, cuando los zarcillos se situaban en la oscuridad durante tres días y a continuación se rozaban, no se enrollaban hasta que se iluminaban de nuevo. Además, los zarcillos podían mantenerse en la oscuridad durante dos horas después de ser rozados y se enrollaban inmediatamente al ser iluminados. Aunque la información sensorial podía almacenarse durante el período oscuro, la función motora era incapaz de manifestarse en la oscuridad. Por qué la función motora no se puede realizar en la oscuridad es algo que permanece inexplicado. Sin embargo se ha sugerido que el ATP (el cual parece que es necesario para el enrollamiento) puede ser consumido durante el período oscuro y recuperado mediante la fotosíntesis cuando hay iluminación; o que en la oscuridad se haya acumulado un inhibidor del enrollamiento que con iluminación se elimina rápidamente.

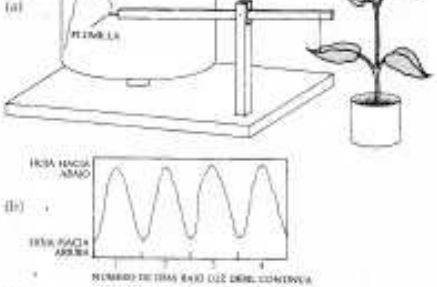
RITMOS CIRCADIANOS

Es un hecho conocido que algunas plantas abren sus flores por la mañana y las cierran al anochecer, y que otras despliegan sus hojas a la luz del Sol y las pliegan hacia el tallo por la noche (Figura 25-5). Ya en 1729, el científico francés Jean-Jacques de Mairan constató que estos movimientos diarios (cotidianos) continuaban aunque las plantas se colocaran bajo una luz tenue (Figura 25-6). Estudios más recientes han demostrado que actividades menos evidentes tales como la fotosín-



(a) (b)

25-5
Hojas de acederilla (Oxalis), *durante el día (a) y la noche (b). Una hipótesis sobre la función de estos movimientos nocturnos es que evitan que las hojas absorban la luz lunar durante las noches claras, protegiendo de esta manera el fenómeno fotoperiódico que se discutirá más adelante, en este capítulo. Otra hipótesis, propuesta por Darwin hace cien años, es que el plegado de las hojas evita las pérdidas de calor durante la noche.*



25-6
En muchas plantas las hojas se despliegan hasta alcanzar una posición perpendicular al tallo y a los rayos solares durante el día, y hacia arriba durante la noche se adosan al tallo. Estos movimientos pueden registrarse en un tambor giratorio gracias a un delicado mecanismo basculante portador de una plumilla y unido a la planta por un fino hilo. (a) Muchas plantas, como este judío o frijol (Phaseolus vulgaris), seguirán presentando estos movimientos aunque estén bajo una débil luz continua. (b) Registro de este ritmo circadiano, mostrando su persistencia en condiciones de luz débil continua.

tesis, la producción de auxina y la tasa de división celular también tienen ritmos diarios regulares que continúan incluso cuando se mantienen constantes todas las condiciones ambientales. Estos ciclos regulares de aproximadamente 24 horas se denominan *ritmos circadianos*, del latín *circa*, que significa "aproximadamente" y *dies*, que significa "día". Los ritmos circadianos, que se han encontrado en todos los eucariotas conocidos, parecen faltar en las bacterias. Se desconoce el por qué de esta ausencia.

¿Son endógenos los ritmos circadianos?

Todos estos ritmos ¿son realmente internos –esto es, causados por factores del propio organismo– o bien el organismo se sitúa en consonancia con algún estímulo externo? Desde hace años los biólogos han estado discutiendo sobre la posible existencia de alguna fuerza ambiental que determinara los ritmos, como por ejemplo los rayos cósmicos, el campo magnético terrestre o la rotación de la Tierra. Dos importantes observaciones respecto a este punto son que los ritmos son circadianos (esto es, el período del ritmo es *aproximadamente* de 24 horas) y que hay ligeras diferencias de un organismo a otro.

han hecho volar en aeroplanos por medio mundo y, más recientemente, se han puesto en órbita en satélites. Aunque aún hay una minoría que cree que los ritmos circadianos están bajo la influencia de un sutil factor geofísico, actualmente la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que los ritmos son endógenos, esto es, controlados internamente. El mecanismo cronométrico interno se denomina *reloj biológico*.

El ajuste del reloj

En condiciones ambientales constantes, el período de los ritmos circadianos es de *curso libre* –esto es, su período natural (normalmente entre 21 y 27 horas) no tiene por qué ajustarse a cero en cada ciclo. Se comporta como un péndulo autorregulado. Aunque los ritmos circadianos se originan dentro de los mismos organismos, el ambiente actúa como un agente sincronizador (o "Zeitgeber", palabra alemana con idéntico significado). De hecho, el ambiente es el responsable de mantener un ritmo circadiano en consonancia con el ciclo diario de luz-oscuridad que se produce cada 24 horas. Si un ritmo circadiano de una planta estuviera por encima o por debajo de las 24 horas, el ritmo pronto se desajustaría respecto al ciclo luz-oscuridad de 24 horas. En tal caso, si sólo se siguiera el ritmo circadiano, los fenómenos como la floración, que normalmente ocurren en período de luz, se producirían cada día en horas diferentes, incluyendo las horas de oscuridad. Por lo tanto es necesario que la planta también pueda resincronizarse –esto es, que se reajuste a un ritmo de 24 horas por día.

El ajuste es el proceso mediante el cual una repetición periódica de luz y oscuridad, o algún otro ciclo externo, provoca que el ritmo circadiano esté sincronizado con este ciclo, que actúa como factor de ajuste. Los ciclos de luz y oscuridad y los ciclos de temperatura son los factores principales de ajuste (Figura 25-7).

Otra interesante característica es que estos ritmos no se aceleren automáticamente cuando sube la temperatura. La razón que nos haría esperar una aceleración es que las actividades bioquímicas –un reloj biológico interno indudablemente debe tener una base bioquímica– se producen más rápidamente a altas que a bajas temperaturas. Algunos relojes van ligeramente más deprisa cuando la temperatura aumenta, pero otros van más despacio y muchos no sufren ningún cambio. Así, el reloj biológico debe tener un mecanismo compensatorio dentro de su mecanismo de trabajo –un sistema de retroalimentación que le permita ajustarse a los cambios de temperatura. En los vegetales esta característica compensatoria de la temperatura sería muy importante.

Algunas evidencias recientes sugieren que las membranas celulares pueden ser la clave del reloj biológico. Aunque el mecanismo se desconoce, las funciones que ya conocemos de la membrana permiten concebir que estén implicadas en la regulación de los movimientos

yamas niger (beleño) florecerá cuando se exponga a fotoperíodos de 10 horas y 20 minutos (Figura 25-9). Pero a esta temperatura no florecerá con un fotoperíodo de 10 horas. Las condiciones ambientales también afectan al comportamiento fotoperiódico. Por ejemplo

sobrevivir incluso si se le quitan las hojas. Hamner y Bonner demostraron que la parte del cadillo que recibe el fotoperíodo es el limbo de la hoja. No se puede inducir la floración a una planta completamente defoliada. Pero si se le deja tan solo una estaca corta de

encendiendo la luz durante un corto período en medio de la noche.

¿Qué pasa con las plantas de día largo? También ellas miden la oscuridad. Una planta de día largo que

25-9
Las plantas de día corto florecen cuando el fotoperiodo está por debajo de un valor crítico. El cadillo (Xanthium strumarium) necesita menos de 16 horas de luz para florecer. El beleño (Hyoscyamus niger) necesita unas 10 horas (según la temperatura) o más para florecer. Sin embargo, si el periodo oscuro se interrumpe con un solo destello de luz, Hyoscyamus también florecerá en un periodo de día corto. Un "pulso" de luz durante el periodo oscuro tiene un efecto opuesto en las plantas de día corto: evita la floración. Las barras de la parte superior indican la duración de los periodos de luz y de oscuridad en un día de 24 horas.

a 28,5 °C el beleño requiere 11 horas y media de luz, mientras que a 15,5 °C sólo requiere 8 horas y media.

La respuesta varía con las diferentes especies. Algunas plantas sólo requieren una sola exposición al ciclo crítico de luz-oscuridad, mientras que otras, como la espinaca, necesitan varias semanas de exposición. En muchas plantas existe una correlación entre el número de ciclos de inducción y la rapidez de la floración o el número de flores que se forman. Algunas plantas deben alcanzar un cierto grado de madurez antes de florecer, mientras que otros son capaces de responder al fotoperiodo adecuado cuando son plántulas. Algunas plantas, al envejecer, finalmente acabarán floreciendo aún cuando no estén expuestas al fotoperiodo adecuado. Sin embargo florecerán mucho antes con la exposición apropiada.

Se mide la oscuridad

En 1938 otra pareja de investigadores, Karl C. Hamner y James Bonner, empezaron un estudio sobre la fotoperiodicidad utilizando el cadillo como sujeto de experimentación. Como hemos dicho anteriormente, el cadillo es una planta de día corto que para florecer necesita 16 horas o menos de luz por cada ciclo de 24 horas. Es particularmente útil para la experimentación porque, en condiciones de laboratorio, una sola exposición a un ciclo de día corto induce la floración, que tendrá lugar dos semanas más tarde incluso, si la planta vuelve seguidamente a condiciones de día largo. El cadillo puede soportar duros tratamientos, por ejemplo puede

25-10
Plantas representativas de día corto y de día largo, cada una de ellas creciendo en condiciones de día corto (a la izquierda en a y b) y en condiciones de día largo (a la derecha en a y b).

(a) Chrysanthemum, una planta de día corto. (b) Espinaca (Spinacia oleracea), una planta de día largo. Observe que las plantas expuestas a días largos tienen tallos más largos que las plantas expuestas a días cortos.

(a)

(b)

una hoja extendida, una sola exposición a día corto induce la floración.

En el curso de estos estudios, en los cuales se ensayaron un gran número de condiciones experimentales, Hamner y Bonner hicieron un descubrimiento crucial y totalmente inesperado. Si el periodo de oscuridad se interrumpe tan sólo un minuto con luz de una bombilla de 25 vatios, la floración no se produce. La interrupción del periodo de iluminación con oscuridad no tiene ningún efecto sobre la floración. Experimentos posteriores con otras plantas de día corto demuestran que éstas también requieren periodos, no de luz ininterrumpida, sino de oscuridad ininterrumpida.

En la parte central del periodo de oscuridad está el tiempo de mayor sensibilidad a una interrupción con luz. Si una planta de día corto, como el cadillo, se expone a un periodo de luz de 8 horas y luego a un amplio periodo de oscuridad, puede demostrarse que la planta pasa de un estado de creciente sensibilidad a las interrupciones de luz que dura aproximadamente 8 horas, seguido por un periodo en el que las interrupciones de luz van disminuyendo su efecto. De hecho, un minuto de exposición a la luz después de 16 horas de oscuridad estimula la floración. De acuerdo con el fisiólogo vegetal alemán Erwin Bünning, el control fotoperiódico de la floración también está regulado por el ritmo endógeno. Las fases del ritmo pueden catalogarse según la luz sea estimulante (fase fotófila) o inhibidora (fase escotófila). Los cambios de sensibilidad, por lo tanto, corresponden a diferentes fases del reloj biológico. De hecho, los experimentos llamados de interrupción lumínica nos dan algunas de las mejores evidencias para la hipótesis de Bünning.

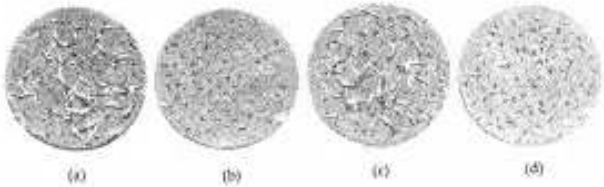
Basándose en los hallazgos de Garner y Allard, los cultivadores de crisantemos encontraron que podían retrasar la floración de las plantas de día corto alargando la duración del día con luz artificial. Fundamentándose en los nuevos experimentos de Hamner y Bonner, fueron capaces de retrasar la floración simplemente 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad también florecerá con 8 horas de luz y 16 horas de oscuridad si se interrumpe la oscuridad aunque sea con una breve exposición de luz.

BASE QUÍMICA DE LA FOTOPERIODICIDAD

La siguiente clave importante en la comprensión de la respuesta de las plantas a las proporciones relativas de luz y oscuridad la aportó el trabajo de los investigadores del U.S. Department of Agriculture Research Station de Beltsville, en Maryland. La clave se encontró en el informe de un estudio previo realizado con semillas de lechuga (*Lactuca sativa*). Las semillas de lechuga germinan solamente si se han expuesto a la luz. Muchas semillas pequeñas tienen este requerimiento, ya que necesitan germinar en un suelo suelto y cerca de la superficie para que las plántulas aseguren su emergencia. Los primeros investigadores, al estudiar los requerimientos de luz para que las semillas de lechuga germinaran, demostraron que la luz roja estimulaba la germinación, y que la luz de una longitud de onda ligeramente superior (rojo lejano) inhibía la germinación aún de forma más efectiva que la ausencia total de iluminación.

Hamner y Bonner habían demostrado que cuando el periodo de oscuridad se interrumpía con un solo destello de luz de una bombilla ordinaria, el cadillo no florecía. El grupo de Beltsville, siguiendo esta línea de investigación, empezó a experimentar con luz de diferentes longitudes de onda, variando la intensidad y la duración de los destellos. Encontraron que la luz roja de unos 660 nanómetros (rojo-naranja) era la más efectiva para prevenir la floración del cadillo y de otras plantas de día corto. Encontraron que también era la más efectiva para promover la floración en plantas de día largo.

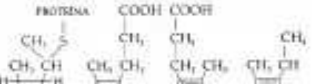
25-11
La luz y la germinación de las semillas de lechuga. (a) Semillas expuestas brevemente a luz roja; (b) semillas expuestas a luz roja, seguida de luz roja lejana; (c) semillas expuestas a una secuencia de luz roja, roja-lejana y roja; (d) semillas expuestas a una secuencia de luz roja, roja lejana, roja y roja lejana. La germinación de las semillas depende de la longitud de onda final de la serie de exposiciones –la luz roja promueve la germinación, y la luz roja lejana la inhibe.

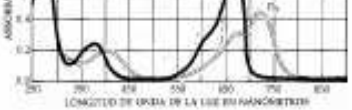


(a) (b) (c) (d)

El grupo de Beltsville observó que, cuando después de un destello de luz roja se aplicaba un destello de luz roja lejana, las semillas no germinaban. La luz roja más efectiva para inducir la germinación de las semillas fue

traron su existencia con evidencias irrefutables. En la figura 25-13 se resumen esquemáticamente las características principales de este pigmento, tal como se conoce actualmente. La molécula se sintetiza continuamente





25-12
Espectro de absorción de las dos formas del fitocromo, P_r y P_{fr}. Estas diferencias en la absorción hicieron posible el aislamiento del pigmento.

implicada en la respuesta de floración, aproximadamente de 660 nanómetros. Además, encontraron que la luz más efectiva para inhibir el efecto producido por la luz roja era la luz de una longitud de onda de 730 nanómetros. La secuencia de destellos de rojo y de rojo lejano podía repetirse una y otra vez; el número de destellos no importaba, pero sí la naturaleza del destello final. Si la secuencia acababa con un destello de rojo la mayoría de las semillas germinaban. Si acababa con un destello de rojo lejano la mayoría de las semillas no germinaban (Figura 25-11).

Se probó luz roja lejana en plantas de día corto y en plantas de día largo, y en ambas tuvo el mismo efecto interruptor. La luz roja lejana sola, cuando se aplicaba durante el período oscuro, no tenía ningún efecto. Pero un destello de luz roja lejana aplicado inmediatamente después de un destello de luz roja anulaba los efectos de la luz roja.

El descubrimiento del fitocromo

Las plantas contienen un pigmento que se encuentra en dos formas diferentes e interconvertibles: P_r (la forma que absorbe luz roja) y P_{fr} (la forma que absorbe luz roja lejana). Cuando una molécula de P_r absorbe un fotón de luz de una longitud de onda de 660 nanómetros se convierte en P_{fr} en cuestión de milisegundos; cuando una molécula de P_{fr} absorbe un fotón de luz roja lejana de una longitud de onda de 730 nanómetros se convierte rápidamente en la forma P_r. Estas reacciones reciben el nombre de *reacciones de fotoconversión*. La forma P_{fr} es biológicamente activa (esto es, desencadenará una respuesta, por ejemplo de germinación), mientras que la forma P_r es inactiva. De esta forma la molécula de pigmento puede actuar como un interruptor biológico, conectando o desconectando las respuestas según la forma en que se encuentre.

En estos términos se pueden comprender fácilmente los experimentos de germinación de semillas de lechuga. Puesto que el P_r absorbe luz roja más eficientemente (Figura 25-12), esta longitud de onda conducirá a la conversión de una mayor proporción de moléculas de la forma P_{fr}, y, por lo tanto, se inducirá la germinación. Cuando la forma P_{fr} absorba luz roja lejana prácticamente todas las moléculas volverán a la forma P_r, anulando, así el efecto de la primera emisión de luz roja.

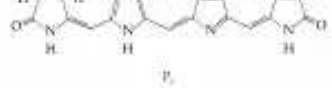
¿A qué se debe que las plantas florezcan conforme a los ciclos naturales de día y noche? Puesto que la luz blanca contiene tanto longitudes de onda de rojo como de rojo lejano, las dos formas del pigmento están expuestas simultáneamente a los fotones que conducen a la fotoconversión a la forma opuesta. Por lo tanto, después de recibir unos pocos minutos de luz se establece un fotoequilibrio en el que la reacción directa ($P_r \rightarrow P_{fr}$) y la reacción inversa ($P_{fr} \rightarrow P_r$) se equilibran. En estas condiciones siempre hay una proporción constante de cada forma en la población de fitocromo (aproximadamente un 60 por ciento de P_{fr} al mediodía), y esta proporción se mantiene mientras haya luz.

Cuando al final del período luminoso las plantas se encuentran en la oscuridad, el nivel de P_{fr} declina regularmente durante un período de algunas horas. Si se regenera el nivel de P_{fr} mediante un pulso de irradiación con luz roja a mitad del período oscuro (Figura 25-9), se inhibirá la floración en las plantas de día corto (esto es, de "noche larga") que sin esta interrupción habrían florecido; y, de la misma forma, se estimulará la floración de las plantas de día largo (esto es, de "noche corta") que sin la interrupción no habrían florecido. En ambos casos el efecto del pulso de luz roja que regenera los altos niveles de P_{fr} puede anularse mediante un pulso inmediatamente posterior de luz roja lejana, que reconvierte el P_{fr}.

En 1959 Harry A. Borthwick y sus colaboradores de Beltsville llamaron a este pigmento *fitocromo* y demos-

25-13
El fitocromo se sintetiza inicialmente en la forma P_r a partir de aminoácidos (designados P_a). El P_r se transforma en P_{fr} cuando se expone a la luz roja. El P_{fr} es la forma activa que induce la respuesta biológica. El P_{fr} se reconvierte a P_r cuando se expone a la luz roja lejana. En la oscuridad, el P_{fr} revierte a P_r o se destruye (P_d designa el producto de la destrucción).

y se acumula en la forma P_r en las plantas que están creciendo en la oscuridad. La luz provoca la fotoconversión del P_r a P_{fr}, el cual induce una respuesta biológica. El P_{fr} puede convertirse a P_r por fotoconversión con luz roja lejana o por reversión a P_r en la oscuridad, mediante un proceso denominado "reversión oscura" que se da durante un período que va de pocos minutos a algunas horas. El P_{fr} también puede perderse por desnaturalización irreversible, mediante un proceso denominado "destrucción" que dura algunas horas y en el que probablemente está implicada una proteasa que lo hidroliza. Las tres vías de eliminación del P_{fr} proveen del potencial necesario para revertir las respuestas inducidas. Es necesario puntualizar, sin embargo, que la reversión oscura sólo se ha demostrado en dicotiledóneas, y no en monocotiledóneas.



25-14
El fitocromo cromóforo (forma P_r) mostrando su unión a la proteína que también es parte de la molécula.

El aislamiento del fitocromo

En los vegetales el fitocromo se encuentra en cantidades relativamente pequeñas comparadas con las de los pigmentos como la clorofila. Para detectarlo se necesita un espectrofotómetro sensible a cambios extremadamente pequeños en la absorbancia de luz. Este tipo de espectrofotómetro no se introdujo hasta unos siete años después de que se propusiera la existencia del fitocromo y, de hecho, el primer uso del nuevo instrumento fue la detección y el aislamiento de este pigmento.

Para evitar las interferencias con la clorofila, pigmento que al igual que el fitocromo absorbe luz de longitudes de onda de unos 660 nanómetros, se escogieron plántulas que estaban creciendo en la oscuridad (en donde la clorofila aún no se ha desarrollado) como fuente de aislamiento del fitocromo. Se demostró que el pigmento era de un color azul (¿por qué era esperable este color?) y mediante una prueba en tubos de ensayo en la que el color cambiaba ligeramente en respuesta al rojo y al rojo lejano se demostró su característica interconversión.

Se descubrió que la molécula de fitocromo estaba compuesta de dos partes diferenciadas: una porción que absorbe la luz (el cromóforo) y una gran porción proteica (Figura 25-14). El cromóforo es muy similar a las ficobilinas que actúan como pigmentos accesorios en las cianobacterias y en las algas rojas.

Aún no se ha establecido el mecanismo de trabajo específico del fitocromo. Sin embargo, está claro que la regulación que el fitocromo ejerce sobre la morfogénesis está mediada por cambios en la transcripción genética.

Otros efectos del fitocromo

Actualmente se sabe que el fitocromo está relacionado con otras respuestas vegetales. La germinación de muchas semillas, por ejemplo, se da en la oscuridad. En

25-15
Las plántulas que crecen en la oscuridad, como las de la izquierda, son delgadas y pálidas: tienen extremidades más largas y hojas más pequeñas que las plántulas normales, como las de la derecha. Este grupo de características físicas, conocidas como etiolación, tienen gran valor para la supervivencia de la plántula, porque incrementa las posibilidades de llegar a alcanzar la luz antes de agotar todas sus reservas almacenadas.

las plántulas, el tallo se alarga rápidamente y empuja al brote (o, en la mayoría de las monocotiledóneas, al cotiledón) a través del suelo oscuro. Durante esta fase del crecimiento no hay, esencialmente, agrandamiento

de una exposición de cinco minutos a luz roja lejana, no aparecerá ninguno de los cambios causados habitualmente por la luz roja. (Ver también la Figura 25-16.) Del mismo modo, en las plántulas de los cereales,

cual provocaba el desarrollo de la yema floral. Aparentemente, de la hoja a la yema se transmite alguna sustancia que tiene profundos efectos sobre el crecimiento y desarrollo. Esta sustancia hipotética ha recibido el nombre de hormona de la floración o estímulo

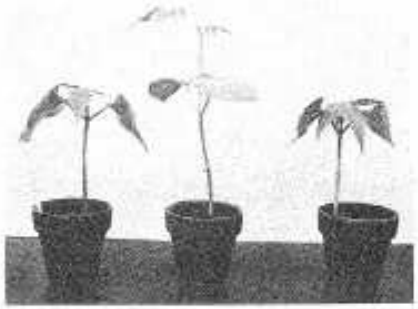
den provocar la floración de las plantas de día largo que también están bajo fotoperíodos no inductivos.

En algunas plantas –por ejemplo en la variedad de soja (*Glycine max*) Biloxi– se deben quitar las hojas de las plantas receptoras de injertos, porque de la

de las hojas: este agrandamiento interferiría en el paso del brote a través del suelo. El suelo no es necesario para que se dé este patrón de crecimiento; cualquier plántula que crezca en la oscuridad será alargada y fusiforme, y tendrá hojas pequeñas. Será también casi incolora, pues los plastos no se vuelven verdes hasta que están expuestos a la luz. Cuando las plántulas tienen esta forma se dice que son *etioladas* (Figura 25-15).

Cuando el ápice de la plántula sale a la luz, se pasa del crecimiento etiolado al crecimiento vegetal normal. En las dicotiledóneas, la plántula curvada (o gancho) se endereza, la velocidad de crecimiento del tallo aminora ligeramente y empieza el crecimiento foliar (ver Figura 19-2, página 374). En las gramíneas cesa el crecimiento del mesocótilo (la parte axial del embrión que está entre el escutelo y el coleoptilo), el tallo se alarga y las hojas se abren.

Una plántula de judía (o frijol) que ha crecido en la oscuridad y que reciba, por ejemplo, cinco minutos de luz roja al día, mostrará estos efectos de la luz a partir del cuarto día. Si la exposición a la luz roja va seguida



25-16
Estas tres plantas de judía han recibido ocho horas diarias de luz. Al principio de cada período luminico la planta del centro se expuso a cinco minutos a luz roja lejana, promoviendo así la elongación. La planta de la derecha recibió los mismos cinco minutos de exposición a luz roja lejana, seguidos de cinco minutos de exposición a luz roja, la cual contrarresta el efecto de la luz roja lejana. La planta de la izquierda se utilizó como control; su fitocromo está en la forma P_r, cuando entra en el período oscuro, debido a su exposición a la luz diurna.

el fin del crecimiento del mesocótilo está determinado por la exposición a la luz roja, y el efecto de la luz roja se anula con luz roja-lejana.

Un estudio reciente realizado en Inglaterra sugiere que en las plantas silvestres el fitocromo ejerce una función importante al detectar la sombra de otras plantas. La vegetación refleja o absorbe casi completamente la radiación que está por debajo de los 700 nanómetros, mientras que la radiación que está entre 700 y 800 nanómetros (que comprende al rojo lejano) se transmite mayoritariamente. En las plantas sombreadas esto provoca un claro cambio al elevar la proporción de P_r respecto a la de P_{fr} (esto es, hay más P_{fr} que se convierte en P_r) y como consecuencia provoca un rápido incremento de la tasa de elongación internodal.

Las reacciones reversibles de rojo/rojo lejano también están relacionadas con la formación de antocianina en manzanas, nabos y coles; con la germinación de semillas; con los cambios en los cloroplastos y en otros plastos; y con una gran variedad de otras respuestas vegetales durante todas las etapas del ciclo vital de las plantas.

Fitocromo y fotoperiodicidad

Cuando se demostró por primera vez la existencia del fitocromo, sus descubridores formularon la hipótesis de que el comportamiento del fitocromo podría explicar la fotoperiodicidad, esto es, que la conversión rojo/rojo lejano podría estar implicada en el mecanismo que mide el tiempo, el reloj biológico. Según esta hipótesis, el P_r inhibe la floración en plantas de día corto, pero la estimula en plantas de día largo. En las plantas de día corto, el P_{fr} podría acumularse en la luz y eliminarse en el subsiguiente período oscuro mediante la destrucción o la reversión oscura. Cuando las noches fueran lo suficientemente largas, se eliminaría todo el P_{fr} (o una cantidad crítica), y, por lo tanto, no se inhibiría por más tiempo la floración. Por otra parte, las plantas de día largo requerirían noches cortas, durante las cuales el P_{fr} no sería completamente destruido; si la noche fuera suficientemente corta quedaría la cantidad de P_{fr} necesaria para inducir la floración.

Sin embargo los experimentos han demostrado que en la mayoría de las plantas el P_{fr} desaparece durante las primeras tres o cuatro horas de oscuridad. A causa de estos experimentos y otras observaciones, actualmente se acepta que el fenómeno de medición del tiempo o fotoperiodicidad no está solamente controlado por la interconversión P_{fr}/P_r. Deberá buscarse una explicación más compleja.

EL CONTROL HORMONAL DE LA FLORACIÓN

Hamner y Bonner, en sus primeros experimentos con el cadillo, demostraron que la hoja "percibía" la luz, lo

floral.

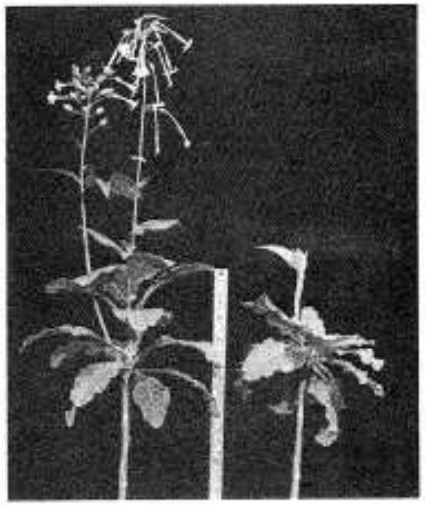
En la década de los años 30 algunos laboratorios empezaron a realizar, de forma independiente, los primeros experimentos sobre el estímulo floral. El fisiólogo vegetal soviético M. Kh. Chailakhyan llevó a cabo algunos experimentos justamente unos pocos años antes de que se efectuaran los primeros estudios sobre el cadillo. Utilizando la planta de día corto *Chrysanthemum indicum*, Chailakhyan demostró que si se deshojaba la parte superior de la planta y las hojas de la parte inferior se exponían a un período de inducción de día corto, la planta florecía. En cambio, si la parte superior deshojada se mantenía en condiciones de día corto y la parte inferior con hojas se mantenía en condiciones de día largo, la floración no ocurría. Él interpretó estos resultados como indicadores de que las hojas producían una hormona que se dirigía al ápice e iniciaba la floración. Chailakhyan denominó a esta hormona hipotética *florígeno*, "el hacedor de flores".

Experimentos posteriores demostraron que la respuesta floral no tiene lugar si inmediatamente después de la fotoinducción se quitan las hojas. Pero si se dejan las hojas en la planta durante unas pocas horas después de completarse el ciclo de inducción, pueden sacarse sin que la floración se vea afectada. La hormona de la floración, por injerto, puede pasar de una planta fotoinducida a una planta no fotoinducida. Sin embargo, a diferencia de la auxina, que puede pasar a través del agar o de tejidos muertos, el florígeno sólo puede ir de un tejido vegetal a otro si entre ambos hay conexiones anatómicas de tejido vivo. Si se descorteza una rama, esto es, si se le quita una tira circular de corteza, el movimiento de florígeno cesa. En base a estos datos se concluyó que el florígeno se mueve a través del sistema floemático, vía por la que se transportan la mayoría de las sustancias orgánicas.

Posteriormente Anton Lang, en aquel entonces del California Institute of Technology, demostró que en algunas plantas bienales y algunas plantas de día largo, como el apio y la col, se podía inducir la floración mediante un tratamiento con giberelina, aún cuando las plantas estuviesen creciendo bajo un fotoperiodo inadecuado. Este hallazgo llevó a Chailakhyan a modificar su hipótesis del florígeno y a especular sobre la posibilidad de que el florígeno realmente no fuera una hormona, sino dos, la giberelina y una antesina aún no identificada. Según este concepto, durante los fotoperiodos no inductores las plantas de día largo producen antesina, pero no giberelina. Por lo tanto, si en este momento se trata con giberelina se provoca la floración. Por otro lado, cuando están en condiciones no inductoras, las plantas de día corto producen giberelina, pero no antesina. Aunque la idea del florígeno como una combinación de giberelina y antesina ha estimulado trabajos de investigación considerables, desafortunadamente estos no pueden explicar una observación crítica: a saber, que los injertos de plantas de día corto que crecen en condiciones no inductivas no pue-

de las plantas receptoras de injertos, porque de lo contrario no florecen. Esta observación sugiere que en las plantas no inducidas las hojas pueden producir un inhibidor. De hecho, basándose en ello algunos investigadores han concluido que no hay una sustancia promotora de la floración, sino más bien una sustancia que inhibe la floración a menos que sea eliminada. Actualmente hay pruebas que sugieren que, por lo menos en algunas plantas, tanto los inhibidores como los promotores intervienen en el control de la floración.

La prueba más convincente de la existencia de ambos tipos de sustancias inductoras e inhibidoras de la floración en la misma planta la aportaron los estudios experimentales de Anton Lang, de la Michigan State University, y de M. Kh. Chailakhyan y I. A. Frolova del



25-17
Injertos de Nicotiana silvestris (una planta de día largo) sobre la variedad cultivada Trabezond de Nicotiana tabacum (una planta de día neutro). En condiciones de día largo, el injerto aceleró la formación de flores en el tabaco de día neutro (como puede verse en la planta de la izquierda). En condiciones de día corto, el tabaco de día neutro permaneció en estado vegetativo (se inhibió la floración, como puede verse en la planta de la derecha) durante todo el experimento (de 90 a 94 días).

Timiryazev Institute of Plant Physiology de Moscú. Estos investigadores escogieron tres clases de plantas de tabaco para sus estudios: la variedad cultivada Trabezond de *Nicotiana tabacum* de día neutro, la variedad

inductoras como inhibidoras de la floración son convincentes, pero, sin embargo, los intentos de aislarlas han sido, hasta el momento, infructuosos.

letargo no responden a estas condiciones aparentemente favorables porque tienen inhibidores endógenos que deben ser eliminados o neutralizados antes de que el período de letargo pueda darse por concluido. Contrasta

ácidos. En horticultura se utilizan todos estos procedimientos.

Algunas semillas latentes pueden permanecer viables durante mucho tiempo, habilidad que las capacita

Marylaba Mamoom de día corto, y *Nicotiana silvestris* de día largo. Encontraron que la formación de flores en el tabaco de día neutro se aceleraba mediante injertos de planta de día largo cuando los injertos estaban en condiciones de día largo, así como mediante injertos de planta de día corto cuando los injertos estaban en condiciones de día corto; compararon estos resultados con controles en condiciones de día neutro. Cuando a una planta de día neutro se le injertaba planta de día largo y se exponía a días cortos, se inhibía en gran parte la floración de la planta receptora de día neutro (Figura 25-17). En cambio, cuando a una planta de día neutro se le injertaba planta de día corto y se exponía a días largos, la floración no se retrasaba o se retrasaba sólo un poco.

Estos resultados indican que las hojas de las plantas de día largo son capaces de producir sustancias inductoras de la floración en condiciones de día largo y sustancias inhibidoras de la floración en condiciones de día corto, y que ambas sustancias pueden pasar a través de un injerto, un indicio de que son transportadas por toda la planta. En el caso del tabaco de día corto, cuando las hojas están expuestas a condiciones de día largo, aparentemente producen poca sustancia inhibidora de la floración o no la producen. En caso de que sean producidas por plantas de día corto, estas sustancias son mucho menos efectivas para retrasar la floración que las que producen las plantas de día largo.

Las evidencias de la existencia de sustancias tanto

EL LETARGO O PERÍODO DE REPOSO

Las plantas no crecen siempre con la misma intensidad. Durante las estaciones desfavorables reposan o entran en latencia, limitando su crecimiento o dejando de crecer por completo. Esta capacidad permite que las plantas sobrevivan durante periodos de escasez de agua o de bajas temperaturas.

El *letargo* o período de reposo es una condición especial de cese del crecimiento que afecta tanto a semillas como a yemas. Fisiológicamente se dice que una semilla está aletargada o en latencia cuando, a pesar de tener la humedad adecuada, el oxígeno suficiente, y el intervalo óptimo de temperatura, no germina. En las yemas el letargo se define como un cese observable del crecimiento. Solamente unas pocas señales ambientales, a menudo muy precisas, son capaces de "activar" una yema o un embrión en reposo. Esta adaptación tiene una gran importancia para la supervivencia de la planta. Por ejemplo, en la primavera las yemas de las plantas se expanden, se forman flores y las semillas germinan, pero ¿cómo reconocen la primavera? Si el tiempo cálido bastara por sí solo, muchos años todas las plantas florecerían y todas las plántulas empezarían a crecer durante los lapsos de calor que se dan durante el invierno, lo cual implicaría su destrucción por el frío. Las semillas y las yemas en

(a)

(b)

25-18
(a) *Semilla germinando* y (b) *plántula joven de mangle (Rhizophora mangle). Las semillas germinan mientras aún están unidas a la planta madre, produciendo una raíz similar a un dardo que, cuando la semilla en germinación cae, queda clavada en el lodo.*

tanto del *ciclo* de resistencia a crecer rápidamente, existen algunas semillas que pueden germinar inmediatamente. Es el caso, por ejemplo, del sauce (*Salix*) y del arce (*Acer saccharum*), cuyas semillas pierden la viabilidad al cabo de una semana de estar expuestas al aire. En el manglar (*Rhizophora mangle*) las semillas germinan sobre la planta madre. Estas semillas producen fuertes radículas que caen como un dardo, de manera que a menudo quedan clavadas en el lodo (Figura 25-18). En las semillas de uso comercial se selecciona artificialmente la capacidad de germinar rápidamente en condiciones ambientales favorables, propiedad que sería fatal para las semillas silvestres.

El letargo o latencia de las semillas

Casi todas las semillas de las plantas que crecen en áreas con marcadas variaciones estacionales de temperatura requieren un período de frío previo a la germinación. Normalmente este requirimiento se cumple con las bajas temperaturas invernales. Las semillas de muchas plantas ornamentales tienen un requerimiento de frío similar. Si una semilla húmeda se expone a bajas temperaturas durante varios días (5 °C durante 100 días como promedio óptimo de temperatura y tiempo), se puede romper el letargo y provocar la germinación. Este procedimiento, muy habitual en horticultura, recibe el nombre de *estratificación*. Muchas semillas requieren haberse secado antes de germinar (aunque algunas pueden no alcanzar el letargo antes de secarse). Este requerimiento evita la germinación de las semillas dentro del fruto fresco en la planta madre. Algunas semillas, por ejemplo las de lechuga, requieren una exposición a la luz, mientras que en otras la luz inhibe la germinación.

Algunas semillas necesitan de cierta fricción para poder germinar; por ejemplo, por la acción del suelo. Tal abrasión desgasta la cubierta seminal y permite la entrada de agua y oxígeno a la semilla. En algunos casos elimina la fuente de inhibidores. Las cubiertas seminales duras, que interfieren con la absorción de agua y con el crecimiento del embrión, son comunes en las semillas de las leguminosas.

Las semillas de algunas especies desérticas sólo germinan si ha caído agua suficiente como para lavar los inhibidores químicos de la cubierta seminal. La cantidad de lluvia necesaria para lavar tales inhibidores está relacionada directamente con el suministro de agua necesario para que la semilla llegue al estado de plántula. La abrasión mecánica o la rotura de la cubierta seminal (*escarificación*) con un cuchillo, una lima o una lija, puede permitir la eliminación de los inhibidores o de la condición de "semilla dura", de manera que se inicien las actividades metabólicas necesarias para la germinación. La germinación también puede inducirse remojando las semillas en alcohol, en algún otro disolvente de grasas (para disolver las ceras que impiden la entrada de agua), o en soluciones concentradas de para existir durante muchos años, décadas e incluso, en condiciones favorables, durante siglos. En 1879 W. J. Beal, de la Michigan State University, enterró, en arena húmeda y bien aireada, semillas de 20 especies de hierbas comunes de Michigan con el objeto de determinar su longevidad. Al cabo de 100 años, las semillas de tres especies aún eran viables. Recientemente se descubrió que las semillas de 7 de las 40 especies vegetales que estaban inmersas en el adobe de los edificios antiguos de California y del Norte de México, construidos entre 1769 y 1837, eran todavía viables. A pesar de que estas demostraciones de viabilidad de las semillas son impresionantes, no se acercan a la marca establecida por las semillas del loto sagrado de la India (*Nelumbo nucifera*) que un botánico japonés encontró en un depósito de turba de Manchuria. La datación con carbono radiactivo demostró que las semillas tenían unos 2.000 años de edad. Y a pesar de ello, todas las semillas germinaron cuando se les extrajo la cubierta seminal para permitir la entrada de agua.

En 1967 las semillas del altramuz de la tundra ártica (*Lupinus arcticus*) superaron incluso la marca del loto sagrado de la India. Algunas de estas semillas, que fueron encontradas en una madriguera helada de leming, en el Yukon, junto a restos animales, cuya edad se estimó en al menos 10.000 años mediante la datación del carbono, germinaron en un plazo de 48 horas. Sin embargo no fue determinada la edad de las semillas.

Durante los últimos años ha aumentado el interés de los científicos hacia los factores implicados en la viabilidad de las semillas. Puede ocurrir que en las semillas almacenadas se vayan perdiendo progresivamente varios sistemas enzimáticos, cosa que lleve finalmente a la pérdida de viabilidad. ¿Cuáles son las circunstancias que permiten la máxima prolongación de la viabilidad? Estas cuestiones son importantes dado el interés general en desarrollar bancos de semillas con la finalidad de preservar las características genéticas de las variedades silvestres y originariamente cultivadas de muchas especies agrícolas, de cara a un futuro uso en los programas de mejora vegetal. La necesidad de estos bancos de semillas surge de la sustitución progresiva de viejas variedades por nuevas y de la eliminación de las antiguas, principalmente a causa de la destrucción de sus hábitats. Además, muchas especies silvestres están en peligro de extinción por razones similares; y las semillas de estas plantas deberían ser conservadas, en la medida de lo posible (ver "La conservación de las plantas", página 647).

El letargo de las yemas

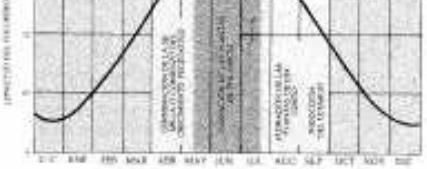
El letargo o reposo de las yemas es esencial para la supervivencia de las plantas herbáceas y leñosas de las zonas templadas, las cuales durante el invierno están expuestas a temperaturas bajas. Aunque las yemas aletargadas o latentes no se elongan —esto es, no muestran

permanecer de 600 a 900 horas a temperaturas inferiores a 4 °C. Algunas plantas responden a una breve exposición a temperaturas de congelación; si una yema de lila cultivada en invernadero se expone brevemente a temperaturas de congelación, esta yema, y sólo ésta, días largos. El centeno de invierno vernalizado se comporta como una típica planta de día largo, floreciendo en respuesta a los días largos de verano. En la variedad bienal del beleño (*Hyoscyamus niger*) se observa un efecto similar. La roseta vegetativa, con la cual se cul-

25-19
Sección longitudinal de una yema axilar de arce (Acer) en periodo de reposo. La yema está formada por un brote embrionario protegido por catafilos.

un crecimiento observable— pueden estar en actividad meristemática durante varias etapas de letargo.

En muchos árboles el letargo de las yemas comienza a mediados del verano, mucho antes de la caída otoñal de las hojas. La yema aletargada es un brote embrionario formado por un meristema apical, nudos y entrenudos (aún no elongados), y primordios foliares u hojas rudimentarias con yemas o con primordios de yemas en sus axilas, todo ello rodeado por catafilos (Figura 25-19). Los catafilos son muy importantes porque impiden la desecación, restringen el movimiento de oxígeno hacia el interior de la yema y aíslan a la yema evitando las pérdidas de calor. Además, se sabe que tanto en los catafilos como en los ejes de las yemas y en las hojas



25-20
Relación entre la longitud del día y el ciclo del desarrollo de las plantas en la zona templada del hemisferio Norte.

que contiene la yema se acumulan inhibidores del crecimiento. En muchos aspectos, pues, el papel de los catafilos es paralelo al de la cubierta seminal.

Durante el periodo que sigue al cese del crecimiento que lleva a la condición de letargo y después de él, los tejidos de la planta empiezan a sufrir muchos cambios físicos y fisiológicos que la preparan para el invierno; se trata del proceso de *aclimatación*. El factor primario implicado en el letargo de las yemas es el acortamiento de la longitud del día (Figura 25-20). Generalmente, en condiciones de día corto se encuentran más inhibidores en las hojas y en las yemas que en condiciones de día largo. La aclimatación al frío hace que adquiera resistencia al frío —la capacidad para sobrevivir bajo los efectos del clima invernal, en condiciones extremas de frío y sequía.

Tal como ocurre en las semillas, las yemas de muchas especies vegetales tienen un requerimiento de frío para interrumpir el letargo. Si en otoño se cortan ramas de árboles o arbustos y se trasladan al interior de una casa no llegarían a florecer, pero si las mismas ramas se cortan al final del invierno o comienzos de primavera florecerán con las cálidas temperaturas del interior de una casa. Los árboles frutales de hoja caduca, como el manzano, el castaño y el melocotonero, no pueden crecer en climas en los que los inviernos no son fríos. De la misma manera, los bulbos como los de los tulipanes, los jacintos y los narcisos pueden "forzarse", esto es, puede provocarse su floración en el invierno, pero sólo si previamente han estado a la intemperie o en un lugar frío. En el Capítulo 22 ya se explicó que estos bulbos en realidad son grandes yemas en las cuales las hojas se han modificado para almacenar sustancias.

Investigaciones efectuadas en condiciones controladas confirman la hipótesis de que el frío es necesario para interrumpir el letargo o reposo en muchas especies. La mayoría de las variedades de melocotonero, por ejemplo, para responder a la influencia activadora de las temperaturas altas y de los días largos, debe

florecerá al cabo de poco tiempo. No obstante, no siempre se necesita frío para suspender el letargo. La patata, por ejemplo, en la que los "ojos" son yemas en letargo, requiere como mínimo dos meses de almacenamiento en seco; la temperatura no importa. En muchas plantas, particularmente en los árboles, la respuesta fotoperiódica rompe el letargo invernal; en este proceso las yemas en reposo actúan como órganos receptores.

A veces la aplicación de giberelinas puede interrumpir el letargo. Por ejemplo, un tratamiento de giberelina en una yema de melocotonero puede inducir su desarrollo si previamente ha sido mantenida por debajo de 8 °C durante 164 horas. ¿Implica esto que en condiciones normales un aumento de giberelina acaba con el letargo? No necesariamente. El letargo puede ser un estado de equilibrio entre los inhibidores y los estimuladores del crecimiento. La adición de cualquier estimulador del crecimiento (o la eliminación de inhibidores, como el ácido abscísico) puede alterar el equilibrio de manera que empiece el crecimiento.

Parece ser que no hay un mecanismo común mediante el cual se induzca o se interrumpa el letargo. Este hecho, aunque multiplica considerablemente los problemas del fisiólogo vegetal, está completamente de acuerdo con nuestro sentido de la historia evolutiva. El letargo resultó ventajoso para las plantas en tiempos relativamente recientes, cuando sus semillas empezaron a extenderse por una gran variedad de dominios ecológicos distintos. Presumiblemente, el letargo apareció independientemente en muchos grupos que encontraron, cada uno, su propia solución, y, con frecuencia, por un camino distinto.

EL FRÍO Y LA RESPUESTA FLORAL

El frío también puede afectar la respuesta floral. Por ejemplo, si el centeno de invierno (*Secale cereale*) se siembra en otoño, éste germina durante el invierno y florece en el verano siguiente, 7 semanas después de haber iniciado el crecimiento. Si se siembra en primavera no florece hasta transcurridas 14 semanas, permaneciendo en estado vegetativo durante la mayor parte del periodo de crecimiento. En 1915 el fisiólogo vegetal alemán Gustav Gassner descubrió que podía influir sobre la floración del centeno de invierno y de otros cereales controlando la temperatura de las semillas en germinación, y encontró que si las semillas de las variedades de invierno se mantienen a una temperatura próxima a la de congelación (1 °C) durante la germinación, el centeno de invierno, aún en el caso de que se siembre a finales de primavera, florecerá en el verano. Este procedimiento, que se denominó *vernalización* (del latín *vernus*, primavera), actualmente es una práctica agrícola común.

Después de la vernalización la planta aún debe estar sometida a un fotoperiodo adecuado, normalmente a

mina el crecimiento del primer año, sólo florece si se expone al frío. Después de haber sido sometida al frío, se convierte en una planta típica de día largo, con la misma respuesta fotoperiódica que la variedad anual.

Estos ejemplos indican que en algunas plantas los tratamientos de frío afectan la respuesta fotoperiódica. La espinaca, que ordinariamente es una planta de día largo, normalmente no florece hasta que los días tienen 14 horas de luz. Sin embargo, si las semillas de espinaca se tratan con frío, florecerán cuando los días tengan sólo 8 horas de luz. De igual modo, los tratamientos con frío en el trébol *Trifolium subterraneum* pueden alterar por completo su dependencia de la longitud del día para florecer.

El tratamiento con giberelina puede sustituir al frío en la variedad bienal de beleño y en la mayoría de las plantas que forman roseta. Si se les aplica giberelina, estas plantas se elongarán rápidamente y luego florecerán. La aplicación de giberelina en plantas de día corto o plantas de día largo que no forman roseta tiene poco efecto sobre la respuesta floral (o la inhibe). Sin embargo, si se inhibe la síntesis de giberelina cuando la planta sigue el ciclo inductivo apropiado, la planta no florece hasta que la giberelina se repone.

MOVIMIENTOS NÁSTICOS

Los *movimientos násticos* son movimientos vegetales que se producen en respuesta a algún tipo de estímulo, pero cuya dirección es independiente de la dirección del estímulo. Probablemente los movimientos násticos más frecuentes son los movimientos nocturnos que se han mencionado anteriormente, cuando se discutieron los ritmos circadianos. Conocidos técnicamente con el nombre de *movimientos nictinásticos*, del vocablo griego que significa "cierre de noche", constituyen los movimientos de subida y de bajada de las hojas, en respuesta a los ritmos diarios de luz y oscuridad, con las hojas orientadas verticalmente en la oscuridad y horizontalmente en la luz. Estos movimientos se dan frecuentemente entre las plantas leguminosas.

La mayoría de los movimientos nictinásticos se producen como resultado de cambios en el tamaño de las células del parénquima fundamental de unos engrosamientos con forma de articulación, denominados pulvínulos, que se encuentran en la base de la hoja (o de los folíolos, en caso de que la hoja sea compuesta). El pulvínulo es un cilindro flexible que tiene el sistema vascular concentrado en el centro. La mayor parte del volumen del pulvínulo está ocupado por células parenquimáticas de pared delgada que rodean al sistema vascular central. Los movimientos del pulvínulo están asociados a cambios en la turgencia y en las consiguientes contracciones y expansiones del parénquima en caras opuestas del pulvínulo. Los cambios en la turgencia de las células que se contraen y expanden están relacionados con un flujo de iones de potasio

(a) (b) (c)

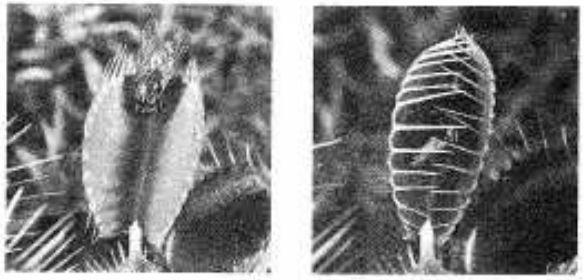
25-21
Rama de Mimosa pudica. *(a) Posición normal de las hojas y de los folíolos. Las respuestas al contacto con una aguja se muestran en (b) y en (c). Las respuestas son el resultado de cambios en la presión de turgencia de algunas células de engrosamientos con forma de articulación (pulvínulos) de la base de los folíolos. Para que la respuesta ocurra (c) basta estimular un solo folíolo.*

entre los dos lados del pulvínulo, el lugar del reloj biológico y el fotorreceptor del fitocromo.

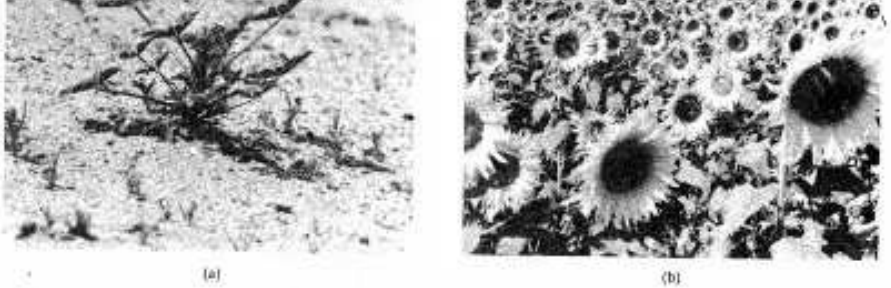
Los movimientos násticos que se producen al tocar una planta se conocen con el nombre de *movimientos tigmonásticos*. Estos movimientos son muy típicos de la conocida planta sensitiva (*Mimosa pudica*), cuyos folíolos, y a veces hojas enteras, se abaten súbitamente al ponerse en contacto con algún cuerpo (Figura 25-21). Al igual que los movimientos nocturnos, esta respuesta es el resultado de un cambio súbito de la presión de turgencia de determinadas células del pulvínulo de la base de los folíolos y de las hojas. Existe una pérdida de agua de estas células después de que los iones potasio emigren fuera de ellas. Solamente se necesita la estimulación de un folíolo; luego el estímulo se mueve hacia otras partes de la hoja y a través de toda la planta.

Parece que en las plantas sensibles la dispersión del estímulo está relacionada con dos mecanismos distintos, uno eléctrico y otro químico. Existe cierto grado de controversia respecto al valor de supervivencia que esta respuesta al tacto pueda tener para la planta. *Mimosa pudica* a menudo crece en zonas áridas y expuestas a vientos secos y fuertes, que pueden sacudir las hojas lo suficientemente fuerte como para que se cierren y eviten así la pérdida de agua. Otra sugerencia es que el marchitamiento hace que la planta sea menos apetecible para los grandes herbívoros. Finalmente, puede concebirse que la respuesta de pliegue pueda espantar a los insectos fitófagos; otras especies de *Mimosa* no sensitivas que crecen cerca de *Mimosa pudica* muestran mayor evidencia de ataques de insectos.

Hasta hace poco se creía que la respuesta táctil de la planta carnívora atrapamoscas (*Dionaea muscipula*), que



25-22
Respuesta táctil de la atrapamoscas (Dionaea muscipula). *En la fotografía de la izquierda puede verse a una mosca incauta que se ha posado, atraída por el néctar que la planta secreta en la superficie de la hoja, y en la fotografía de la derecha puede verse la respuesta de la planta a este roce. Cada mitad de la hoja tiene tres pelos sensitivos que controlan la "trampa". La mosca provoca el cierre de la trampa cuando roza dos veces un pelo sensitivo o bien cuando roza sucesivamente dos pelos distintos.*



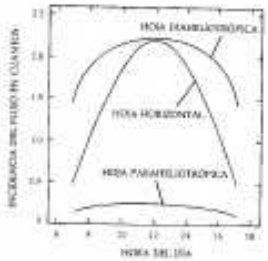
(a) (b)

25-23
(a) Hojas de altramuz (Lupinus arizonicus), *orientadas para seguir el curso del Sol. Este fenómeno se conoce normalmente como giro al Sol. (b) Giro de las flores en un campo de girasoles* (Helianthus annus).

es capaz de capturar sus presas, también se realizaba gracias a cambios en la presión de turgencia. Sin embargo, actualmente parece que el rápido cierre de las hojas de la atrapamoscas está relacionado con cambios irreversibles de crecimiento celular, los cuales pueden ser iniciados por la acidificación de las paredes celulares al alcanzar un pH de 4,50 o menor. Durante la fase de cierre, las células epidérmicas que están en posición más externa, en la parte central de cada mitad de la hoja, se expanden, mientras que las que están en posición más interna de la epidermis no sufren ningún cambio significativo de tamaño. Durante la reapertura, las células epidérmicas internas se expanden, mientras que las células externas no sufren cambio alguno. Estos cambios pueden evitarse mediante el uso de tampones, que eviten que el pH de la pared celular alcance valores de 4,5 a 4,75. Los cambios en los niveles de ATP que se producen durante el cierre indican que, aproximadamente, un tercio del ATP celular desaparece durante el periodo de tiempo necesario para cerrar la trampa (de uno a tres segundos). Parece que este ATP se gasta en un transporte rapidísimo de iones de hidrógeno hacia el exterior de las células.

Cada mitad de la hoja de la atrapamoscas está equipada con tres pelos sensitivos. Cuando un insecto camina por encima de una de estas hojas, atraído por el néctar de la superficie foliar, roza los pelos, estímulo que dispara el rápido cierre de la hoja. Los bordes dentados se entrecruzan, las dos mitades de la hoja se aprietan gradualmente, y el insecto queda apresado contra las glándulas digestivas de la superficie interna de la trampa (Figura 25-22).

El mecanismo de captura está tan especializado que es capaz de distinguir entre una presa viva y objetos inanimados, como por ejemplo guijarros o pequeñas briznas que, por casualidad, caigan sobre la hoja: la hoja no se cerrará hasta que se rocen sucesivamente dos pelos, o hasta que el mismo pelo se roce dos veces.



25-24
Comparación de la radiación solar fotosintéticamente útil, entre 400 y 700 nm, que incide sobre una hoja diahelíotrópica, sobre una hoja no giratoria (horizontal) y sobre una hoja parahelíotrópica durante el curso del día.

EL GIRO AL SOL

Las hojas y flores de muchas plantas tienen la capacidad de moverse durante el día, orientándose perpendi-

horizontalmente puede ser la causa de la curvatura hacia arriba del vástago. Parece que la curvatura hacia abajo de una raíz dispuesta horizontalmente está provocada en parte por una sustancia inhibidora del crecimiento que se forma en la

mientos, que pueden ser exposición al frío, sequedad y un fotoperiodo adecuado, evita que se interrumpa el letargo durante condiciones ambientales superficialmente favorables, como las que se dan dentro de un fruto suculento o durante cortos periodos de temperatura alta durante el invierno. Aca-

LEOPOLD, A. CARL, y P. E. KRIEDEMAN: *Plant Growth and Development*, 2a ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

Un importante trabajo de investigación que aporta numerosos

cularmente o paralelamente a los rayos directos del Sol. Este fenómeno, que vulgarmente se conoce como "giro al Sol", técnicamente se denomina *heliotropismo* (del griego *helios*, "Sol"). Contrariamente a lo que ocurre en el fototropismo del tallo, el movimiento foliar de las plantas heliotrópicas no es el resultado de un crecimiento asimétrico. En la mayoría de los casos el movimiento está relacionado con el pulvínulo de la base de las hojas y/o de los folíolos. Algunos pecíolos parecen tener características pulvínicas en la mayor parte o en toda su longitud. El algodón, la soja, el garbanzo, el altramuz y el girasol son algunas plantas bien conocidas que exhiben movimientos foliares heliotrópicos (Figura 25-23).

Existen dos tipos de heliotropismo. En uno (diaheliotropismo), el movimiento de las hojas es tal que, durante todo el día, las hojas permanecen perpendiculares a los rayos solares directos. Estas hojas tienen más cuantos de energía disponibles para la fotosíntesis; parece que durante el día tienen tasas fotosintéticas mayores que las hojas sin movimiento o que las hojas que tienen el segundo tipo de heliotropismo (Figura 25-24).

Durante los periodos de sequía, algunas plantas heliotrópicas evitan activamente la luz solar directa orientando sus hojas paralelamente a los rayos solares (paraheliotropismo). Puesto que esta orientación minimiza la absorción de la radiación solar, en vez de maximizarla (Figura 25-24), también provoca un descenso de la temperatura foliar y de las pérdidas de agua por transpiración, favoreciendo de esta manera la supervivencia durante dichos periodos de sequía.

CONCLUSIONES

Cualquier acontecimiento que se produce en el desarrollo de una planta a lo largo de su vida no está bajo el control de un solo factor, sino de una compleja variedad de factores. Los factores internos y los factores ambientales interactúan. Ambos pueden reforzarse, modificarse o inhibirse entre sí. En palabras de William S. Hillman, del Brookhaven National Laboratory: "Después de todo, si las plantas fuesen tan sencillas como los fisiólogos pudieran desear, no habría nada para hacer."

RESUMEN

Las plantas tienen un gran número de adaptaciones que las capacitan para detectar las alteraciones de su ambiente y para hacerles frente. El fototropismo, o curvatura de un brote en crecimiento hacia la luz, es un ejemplo de esta adaptación. El crecimiento diferencial de la plántula está provocado por la migración lateral de auxina, la hormona del crecimiento, bajo la influencia de la luz. El fotorreceptor de esta respuesta es un pigmento que absorbe la luz azul. El gravitropismo, o geotropismo, es la respuesta a la fuerza de la gravedad de la Tierra que manifiestan tanto tallos como raíces. El movimiento de la auxina hacia la superficie inferior de un vástago dispuesto

contacto a un objeto sólido.

Los ritmos circadianos son ciclos de actividad de un organismo que se repiten a intervalos de aproximadamente 24 horas en condiciones ambientales constantes. Probablemente son endógenos, o sea, no están provocados por un factor externo como la alternancia luz/oscuridad o la rotación de la tierra, sino por algún mecanismo medidor del tiempo que se encuentra dentro del organismo. Este mecanismo medidor del tiempo, cuya naturaleza química y física nos es desconocida, recibe el nombre de reloj biológico. La posesión de un reloj biológico permite que un organismo pueda percibir cambios en los ciclos diurnos externos, como por ejemplo el alargamiento o el acortamiento del día a medida que avanzan las estaciones. De esta manera, actividades como el letargo, la abscisión de las hojas y la floración pueden sincronizarse con el ambiente externo.

La fotoperiodicidad es la respuesta de los organismos a los cambios en los ciclos de 24 horas de alternancia luz/oscuridad. Estas respuestas controlan el comienzo de la floración en muchas plantas. Algunas plantas pueden florecer sólo cuando los periodos de luz sobrepasan cierto valor crítico. Estas son las plantas de día largo. Otras, las plantas de día corto, sólo florecen cuando los periodos de luz están por debajo de un cierto valor crítico. Las plantas de día neutro florecen independientemente del fotoperiodo. Factores como la temperatura y la edad de la planta pueden afectar a la respuesta fotoperiódica. La interrupción de la fase oscura del fotoperiodo, aunque sólo sea por un corto destello de luz, puede servir para invertir los efectos fotoperiódicos.

El fitocromo, un pigmento que normalmente se encuentra en los tejidos de las plantas superiores en cantidades ínfimas, es sensible a la transición entre luz y oscuridad. El pigmento puede encontrarse en dos formas, P_r y P_{fr}. La forma P_r absorbe la luz roja de una longitud de onda de 660 nanómetros y se convierte en P_{fr}. La forma P_{fr} absorbe la luz roja lejana (730 nanómetros) y se convierte a P_r. En la oscuridad la célula también puede perder P_{fr} por reversión a P_r o por destrucción. El P_{fr} es la forma activa del pigmento; induce la floración en plantas de día largo e inhibe la floración en plantas de día corto. El P_{fr} también es el responsable de los cambios que tienen lugar en las plántulas cuando surcan el suelo buscando la luz, en la germinación de las semillas y en el desarrollo de las antocianinas.

Tanto en las plantas de día largo como en las de día corto, el fotoperiodo se percibe en las hojas, pero la respuesta tiene lugar en la yema. El fitocromo es el fotorreceptor que percibe el estímulo ambiental y que aparentemente interactúa con el ritmo circadiano endógeno, de una manera indeterminada, para generar el estímulo floral. Aunque esta sustancia química –actualmente conocida con el nombre de florígeno– aún no ha sido aislada o identificada, se sabe que se mueve de las hojas a la yema, donde induce la floración. Los experimentos han indicado que la sustancia química viaja por la planta vía sistema floemático, y que su estructura y función son similares en las plantas de día largo, en las de día corto y en las de día neutro. Existen importantes evidencias que sugieren que, al menos en algunas plantas, la floración viene condicionada tanto por sustancias inductoras como inhibidoras.

La alternancia de periodos de crecimiento y periodos de cese de crecimiento posibilita que las plantas sobrevivan con escasez de agua o en situaciones de extremo frío o calor. El letargo o latencia es una condición especial de reposo en que toda la planta, o algunas estructuras como las semillas o las yemas, no reanuda su crecimiento hasta que se producen unas condiciones ambientales determinadas. Estos requeri-

aparentemente no hay un mecanismo uniforme, común a todos los grupos de plantas, que intervenga en la inducción y la interrupción del letargo. En las yemas el acortamiento de la longitud del día es el factor primario que induce el letargo. La aclimatación al frío permite que la planta sobreviva a las bajas temperaturas que se dan en invierno. La vernalización se refiere a la inducción de la floración en variedades de invierno a base de mantener sus semillas a temperaturas bajas. Las hormonas, el frío y la luz interactúan para modificar las respuestas de las plantas.

Los movimientos de las plantas que se dan en respuesta a un estímulo, pero cuya dirección es independiente de la dirección del estímulo, reciben el nombre de movimientos násticos. Entre ellos se encuentran una gran variedad de movimientos nocturnos –los movimientos hacia arriba y hacia abajo de las hojas en respuesta al ritmo diario de luz y oscuridad. Entre los movimientos násticos que resultan de estímulos táctiles se encuentra el disparador de la trampa de la atrapamoscas, una planta carnívora.

Las hojas y las flores de algunas plantas siguen el movimiento del Sol durante el curso del día, y de esta manera maximizan o minimizan la absorción de la radiación solar.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS POSTERIORES

BRADY, JOHN: *Biological Clocks. Studies in Biology, No 104*, University Park Press, Baltimore, Md., 1979.*

Una introducción muy interesante y bien escrita sobre los relojes biológicos y su estudio experimental.

BELLEMORE, GEORGE S.: "The Organization and Plasticity of Plant Roots", *Scanning Electron Microscopy III*: 1083-1102, 1982.

Un interesante tratamiento de la raíz vegetal como un órgano dinámico –de las variaciones de sus componentes estructurales y fisiológicos durante todo su ciclo vital.

GALSTON, ARTHUR W., PETER J. DAVIES, y RUTH L. SATTER: *The Life of the Green Plant*, 3a ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1980.*

Una descripción básica, completa y actualizada del funcionamiento de las plantas verdes, especialmente indicada para los que no tienen conocimientos profundos de biología o de química.

KENDRICH, RICHARD E., y BARRY FRANKLAND: *Phytochrome and Plant Growth. Studies in Biology, No. 68*, 2a ed., Edward Arnold Publishers, London, 1983.*

Una introducción concisa y bien ilustrada a las propiedades moleculares y a la fisiología de los fitocromos.

datos de interés en conexión con éste y con los siguientes capítulos.

MOHR, HANS: *Lectures on Photomorphogenesis*, Springer-Verlag, New York, 1972.*

Un tratamiento profundo de los efectos de la luz sobre el desarrollo de las plantas, principalmente sobre las plántulas de mostaza silvestre.

SALISBURY, FRANK B.: *The Biology of Flowering*, Natural History Press, Garden City, N.Y., 1971.

Un texto semipopular sobre investigación en el campo, centrado principalmente en la planta de día corto Xhanthium.

SALISBURY, FRANK B., y CLEON W. ROSS: *Plant Physiology*, 3a ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1985.

Una revisión detallada y útil de la fisiología vegetal.

SMITH, HARRY: *Phytochrome and Photomorphogenesis*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

Un texto muy bien escrito sobre el papel del pigmento fitocromo en la fotomorfogénesis.

STEEVES, TAYLOR A., y IAN M. SUSSEX: *Patterns in Plant Development*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1972.

Un texto excepcional, bien escrito y bien ilustrado, que debería ser leído por todos los estudiantes interesados en morfogénesis vegetal.

THIMANN, KENNETH V.: *Hormone Action in the Whole Life of Plants*, University of Massachusetts Press, Amherst, Mass., 1977.

Una revisión excelente sobre las vías por las que las hormonas inician el control del crecimiento y del desarrollo de las plantas; escrito por un profesional que participó en muchos de los descubrimientos fundamentales de este campo.

TORREY, JOHN G.: "The Development of Plant Biotechnology", American Scientist 73:354-363, 1985.

Un texto informativo e interesante sobre la historia de la biotecnología vegetal, que comienza con las ideas de Justus von Liebig en la década de 1840 e incluye consideraciones sobre la problemática actual y las perspectivas futuras.

VINCE-PRUE, DAPHNE: *Photoperiodism in Plants*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

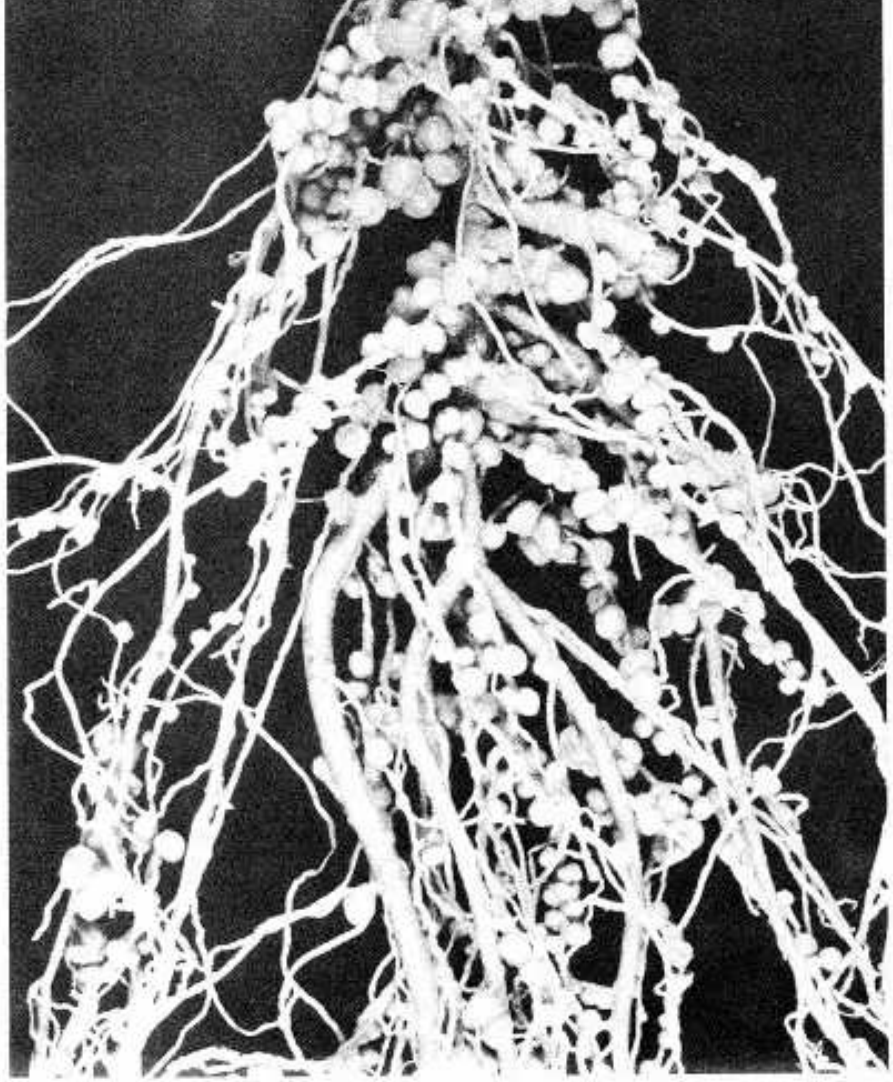
Un tratamiento completo sobre el control fotoperiódico de la floración, así como de otras respuestas a la luz.

WILKINS, MALCOLM B. (Ed.): *Advanced Plant Physiology*, Pitman Press, Bath, Great Britain, 1984.

Un libro de texto actualizado escrito por varios autores.

*Disponible en encuadernación rústica.

C A P Í T U L O 26



26-1
La relación simbiótica entre las bacterias del suelo del género Rhizobium *y las células corticales de la raíz del trébol* Lotus corniculatus, *una leguminosa, provoca el desarrollo de nódulos conspicuos en la raíz. La bacteria que vive en los nódulos utiliza los componentes orgánicos que le suministra la planta como fuente de energía para sus actividades metabólicas, incluida la fijación del nitrógeno. La leguminosa, a su vez, obtiene nitrógeno en una forma en que lo puede utilizar para fabricar proteínas vegetales.*

Nutrición de las plantas y suelos

REQUERIMIENTOS NUTRICIONALES GENERALES

Las plantas deben obtener de su entorno las materias primas específicas necesarias para las complejas reacciones bioquímicas implicadas en el mantenimiento de sus células y en el crecimiento. Además de la luz, las plantas superiores necesitan agua y ciertos elementos químicos para su metabolismo y crecimiento. Gran parte de la evolución de las plantas se ha debido a una especialización estructural y funcional para optimar la adquisición de estas materias primas y su distribución a todas las células vivas de la planta.

Al igual que las plantas, los animales necesitan agua y elementos químicos específicos para el metabolismo; no obstante, los animales deben abastecerse de azúcares u otros compuestos que les proporcionen energía, así como de ciertos aminoácidos y vitaminas. En cambio, las necesidades nutricionales de las plantas son relativamente simples. En condiciones ambientales favorables, casi todas las plantas verdes pueden utilizar la energía de la luz para transformar CO_2 y H_2O en compuestos orgánicos que serán su fuente de energía. También pueden sintetizar todos los aminoácidos y vitaminas que necesitan utilizando nutrientes inorgánicos extraídos del entorno.

La autosuficiencia de las cianobacterias que fijan nitrógeno es particularmente interesante. Mediante el proceso de fijación, dichas bacterias convierten el nitrógeno atmosférico en compuestos del nitrógeno que pueden ser utilizados en la síntesis de aminoácidos y proteínas. Además, por supuesto, realizan la fotosíntesis.

La nutrición de las plantas implica la obtención de todas las materias primas necesarias en los procesos bioquímicos esenciales, la distribución de estos materiales en la planta, y su utilización en el metabolismo y crecimiento.

Nutrientes inorgánicos esenciales

Ya en el año 1800, los químicos y los botánicos habían analizado plantas y demostraron que ciertos elementos químicos eran absorbidos del entorno. Sin embargo, las

Tabla 26-1 *Ejemplos de análisis inorgánicos de plantas*

	CONCENTRACIÓN DEL ELEMENTO		
ELEMENTO	ALFALFA	MAÍZ*	ROBLE BLANCO**

son los que se necesitan en muy poca cantidad o en *trazas* (Tabla 26-2).

El potasio probablemente es el elemento que alcanza las concentraciones más altas en las plantas, exceptuando el carbono y el oxígeno. Cuando su concentración

tas o bajas de ciertos elementos (Figura 26-3). Así pues, las concentraciones de algunos elementos en plantas que crecen en un medio con los mismos nutrientes pueden diferir claramente. Compare en la Tabla 26-1

opiniones diferían cuando se trataba de determinar si los elementos absorbidos eran impurezas o constituyentes necesarios para las funciones esenciales. Hacia mediados de la década de 1880 se había establecido que al menos diez de los elementos químicos presentes en las plantas eran necesarios para su crecimiento normal. Cuando faltaba alguno de ellos, las plantas presentaban determinadas anormalidades de crecimiento, o síntomas de deficiencia, y a menudo no se reproducían con normalidad. Estos diez elementos –carbono, hidrógeno, oxígeno, potasio, calcio, magnesio, nitrógeno, fósforo, azufre y hierro– fueron designados como elementos químicos esenciales para el crecimiento de la planta. También se denominan minerales esenciales o *nutrientes inorgánicos esenciales*.

A principios de la década de 1900 se estableció que el manganeso era también un elemento esencial. Durante los siguientes 50 años, mediante el mejoramiento de los procedimientos para extraer las impurezas de los medios de cultivo se determinó que cinco elementos más –zinc, cobre, cloro, boro y molibdeno– eran esenciales; el cloro se reconoció como esencial en 1954. En la actualidad, estos 16 elementos se consideran esenciales para la mayoría de las plantas (Figura 26-2).

Concentraciones de nutrientes en las plantas

Los análisis químicos que determinan los nutrientes inorgánicos esenciales presentes en las plantas son útiles para conocer la cantidad relativa de los distintos elementos necesarios para el crecimiento normal de las diferentes especies. Algunos resultados típicos de tales análisis se dan en la Tabla 26-1. Este tipo de análisis es particularmente interesante en agricultura para conocer el estado nutricional de las plantas y para determinar la aplicación de fertilizantes. Mediante análisis inorgánicos se pueden predecir deficiencias nutricionales potenciales en el ganado que consume un determinado tipo de planta.

En las plantas las concentraciones de los distintos elementos varían ampliamente. Considerando las concentraciones usuales, los nutrientes inorgánicos esenciales se pueden dividir en dos grandes grupos: los macronutrientes y los micronutrientes. En general los *macronutrientes* son elementos necesarios en grandes cantidades, y los *micronutrientes* ("oligoelementos")

Potasio	2.77 %	1.86 %	0.85 %
Calcio	1.70	0.40	0.82
Magnesio	0.41	0.27	0.36
Nitrógeno	3.12	2.81	2.19
Fósforo	0.35	0.28	0.19
Azufre	0.29	0.18	0.13
Hierro	190 ppm***	110 ppm	126 ppm
Manganeso	62	80	572
Zinc	57	27	22
Cobre	9	6	8
Cloro	8.800	3.100	43
Boro	35	14	38
Molibdeno	1.40	1.03	6.21
Sodio	4.300 ppm	127 ppm	210 ppm
Cobalto	0.21	0.16	–

*Solamente el carbono: el gases no se ha incluido en el análisis: carbono, hidrógeno y oxígeno no incluidos.
**Crecimiento de la hoja y rama del año en curso. (Quercus alba).
***Abreviatura de partes por millón; ppm es igual a las unidades en peso de un elemento por millón de unidades del material de la planta secado al horno; 1 % es igual a 10.000 ppm.

26-2
La deficiencia de uno o más nutrientes inorgánicos esenciales provoca un crecimiento y desarrollo anormal de la planta. (a) y (b), muestran respectivamente, los efectos de la deficiencia de zinc y boro en una planta de tomate. La planta a la izquierda de la deficiente en nutrientes en (a) y (b) es una planta de control.

(a)

(b)

26-3
(a) *Las plantas de la familia de la mostaza, como* Barbarea vulgaris, *utilizan azufre en la síntesis de los aceites de mostaza que dan el nombre a*

Tabla 26-2 *Resumen de las funciones de los nutrientes inorgánicos en las plantas*

ELEMENTO	FORMA PRINCIPAL EN QUE EL ELEMENTO ES ABSORBIDO	CONCENTRACIÓN USUAL EN PLANTAS SANAS (% DEL PESO EN SECO)	FUNCIONES IMPORTANTES
Macronutrientes			
Carbono	CO_2	~44 %	Componente de compuestos orgánicos
Oxígeno	H_2O u O_2	~44 %	Componente de compuestos orgánicos
Hidrógeno	H_2O	~6 %	Componente de compuestos orgánicos
Nitrógeno	NO_3^- o NH_4^+	1-4 %	Aminoácidos, proteínas, nucleótidos, ácidos nucleicos, clorofila, y coenzimas
Potasio	K^+	0,5-6 %	Enzimas, aminoácidos, y síntesis de proteínas. Activador de muchos enzimas. Apertura y cierre de los estomas
Calcio	Ca^{2+}	0,2-3,5 %	Calcio de las paredes celulares. Cofactor enzimático. Permeabilidad celular. Componente de la calmodulina, un regulador de la membrana y de las actividades enzimáticas
Fósforo	$H_2PO_4^-$ o HPO_4^{2-}	0,1-0,8 %	Formación de compuestos fosfatados de "alta energía" (ATP y ADP). Ácidos nucleicos. Fosforilación de azúcares. Varios coenzimas esenciales. Fosfolípidos
Magnesio	Mg^{2+}	0,1-0,8 %	Parte de la molécula de clorofila. Activador de muchos enzimas
Azufre	SO_4^{2-}	0,05-1 %	Algunos aminoácidos y proteínas. Coenzima A
Micronutrientes			
Hierro	Fe^{2+} o Fe^{3+}	25-300 ppm	Síntesis de clorofila, citocromos y nitrogenasa
Cloro	Cl^-	100-10.000 ppm	Ósmosis y equilibrio iónico; probablemente esencial en reacciones fotosintéticas que producen oxígeno
Cobre	Cu^{2+}	4-30 ppm	Activador de ciertos enzimas
Manganeso	Mn^{2+}	15-800 ppm	Activador de ciertos enzimas
Zinc	Zn^{2+}	15-100 ppm	Activador de muchos enzimas
Molibdeno	MoO_4^{2-}	0,1-5,9 ppm	Fijación del nitrógeno. Reducción del nitrato
Boro	BO_3^- o $B_4O_7^{2-}$	5-75 ppm	Influencia la utilización de Ca^{2+}. Funciones desconocidas
Elementos esenciales para algunas plantas u organismos			
Cobalto	Co^{2+}	Traza	Requerido por microorganismos que fijan el nitrógeno
Sodio	Na^+	Traza	Equilibrio osmótico y iónico, probablemente no es esencial para muchas plantas. Requerido por algunas especies del desierto y marismas. Puede ser necesario en todas las plantas que utilizan fotosíntesis C_4

a 50 o 60 enzimas, se cree que regula la conformación de algunas proteínas. Cambiando la forma de un enzima podría, por ejemplo, exponer u obstruir los sitios de reacción (ver Figura 3-18, página 55).

narles continuamente los nutrientes inorgánicos, así como el agua y el entorno gaseoso adecuado para los sistemas radicales. La comprensión de los orígenes de los suelos y sus propiedades químicas y físicas respecto a los requisitos del crecimiento de la planta es decisiva

(a)

(b)

el gusto picante característico a la planta. (b) Las colas de caballo (Equisetum) *contienen silicio en sus paredes celulares, haciéndolas indigestas para la mayoría de los herbívoros pero útiles, como en el caso de las antiguas colonias norteamericanas, para fregar cazos y sartenes.*

de plantas o para plantas cultivadas en condiciones ambientales específicas. Las leguminosas, como la alfalfa (*Medicago sativa*), se benefician con la adición de cobalto al medio de cultivo. No obstante, no es la alfalfa la que requiere el cobalto, sino la bacteria simbiótica que fija el nitrógeno y que crece en asociación con las raíces de la alfalfa. Como se indica en la Tabla 26-1, el sodio está presente en muchas plantas en concentraciones relativamente altas. Durante muchos años se ha admitido que el sodio puede reemplazar parcialmente al potasio en algunas especies. Estudios relativamente recientes han demostrado que el sodio es un elemento esencial para algunas otras especies. Por ejemplo, parece que algunas plantas y ciertas halófitas (plantas que crecen en suelos salobres) necesitan sodio. Además se ha demostrado recientemente que las plantas de soja (o soya) desprovistas de níquel acumulaban concentraciones tóxicas de urea en lesiones necróticas (tejido muerto) situadas en las puntas de sus folíolos y exhibían un crecimiento reducido. Con la adición de níquel a sus medios de cultivo se prevenía la acumulación de urea, la necrosis y la reducción del crecimiento. Esta prueba indica que el níquel es esencial para la soja.

La Tabla 26-1 incluye dos elementos –sodio y cobalto– que no son esenciales para todas las plantas cultivadas pero sí lo son para los animales herbívoros que las consumen. Por ejemplo si la concentración de cobalto en una cosecha de forraje es menor que 0,1 partes por millón, es probable que los animales que la consuman presenten síntomas de deficiencia de cobalto.

FUNCIONES DE LOS NUTRIENTES INORGÁNICOS EN LAS PLANTAS

Los nutrientes inorgánicos son esenciales en muchos aspectos del crecimiento y el metabolismo. En la Tabla 26-2 se da una lista de los nutrientes inorgánicos que requieren la mayoría de las plantas, las formas en que son más comúnmente absorbidos del entorno, su concentración usual y algunas de sus funciones.

Funciones específicas frente a funciones no específicas

Los iones inorgánicos afectan la ósmosis (Capítulo 4) y así ayudan a regular el equilibrio de agua. Dado que algunos iones inorgánicos pueden intercambiarse para cumplir dicha misión, en muchas plantas este requisito concretamente se designa como *no específico*. Por otro lado, un nutriente inorgánico puede ser parte de una molécula biológica esencial; en este caso el requisito es altamente *específico*. Un ejemplo de función específica es la presencia de magnesio en la molécula de clorofila (ver Figura 7-8, página 99). Algunos nutrientes inorgánicos son constituyentes esenciales de membranas celulares, y, otros, controlan la permeabilidad de dichas membranas. Otros nutrientes inorgánicos son componentes indispensables de una variedad de sistemas enzimáticos que catalizan reacciones biológicas en la célula. Y aún otros proporcionan un adecuado entorno iónico donde puedan ocurrir reacciones biológicas.

Dado que los nutrientes inorgánicos se encargan de toda esta gama de necesidades fundamentales y están relacionados con dichos procesos básicos, las deficiencias afectan a una amplia variedad de estructuras y funciones en la planta.

Catalizadores

Una misión importante que llevan a cabo los nutrientes inorgánicos es su participación como catalizadores en algunas de las reacciones enzimáticas de la célula de la planta. En algunos casos, son una parte estructural esencial (un "grupo prostético") del enzima. En otros, sirven como activadores o reguladores de ciertos enzimas. El potasio, por ejemplo, que probablemente afecta

Transporte de electrones

Muchas de las actividades bioquímicas de las células, incluidas la fotosíntesis y la respiración, son reacciones de oxidación-reducción (ver página 75). En estas reacciones los electrones se suelen transferir a una molécula que actúa como aceptor de electrones o desde ella. Los citocromos, que contienen hierro (ver Figura 6-9, página 89), están relacionados con la transferencia de electrones.

Componentes estructurales

Algunos elementos minerales sirven de componentes estructurales de las células ya sea como parte de su estructura física (ver Figura 26-3b) o como parte de las estructuras químicas relacionadas con el metabolismo celular. El calcio se combina con el ácido péctico en la lámina media de la pared celular de la planta. El fósforo interviene en el esqueleto de la hélice del DNA y el RNA, y en los fosfolípidos de las membranas celulares. El nitrógeno es un componente esencial de los aminoácidos, las clorofilas y los nucleótidos. El azufre se encuentra en dos aminoácidos, y, por lo tanto, es un importante elemento estructural de las proteínas.

Ósmosis

El movimiento de agua hacia adentro y hacia afuera de las células de la planta, como se discutió en el capítulo 4, depende en amplia medida de la concentración de soluto en las células y en el medio circundante. La captación de iones por parte de las células de la planta puede originar una entrada de agua en ellas. La presión de turgencia resultante del interior de la célula origina una expansión de la célula inmadura, siendo ésta la principal causa del crecimiento celular y de la turgencia en la célula madura (ver página 62). Este es un ejemplo de conversión de energía de una forma a otra por un sistema vivo; la energía química (ATP) utilizada en la obtención activa de iones por la célula de la planta se traduce en una energía física de movimiento de agua.

Efectos en la permeabilidad de la célula

El calcio tiene un efecto directo en las propiedades físicas de las membranas celulares. Cuando hay una deficiencia de calcio, las membranas parecen perder consistencia, escapándose los solutos del interior.

EL SUELO

El suelo es el principal medio en que crecen las plantas. Los suelos, además de soporte físico, deben proporcio-

para planificar la fertilización de los campos de cultivo.

Meteorización de la corteza terrestre

Los nutrientes inorgánicos que utilizan las plantas provienen de la atmósfera y de la meteorización de las rocas de la corteza terrestre. La tierra está compuesta de aproximadamente 92 elementos naturales que se suelen encontrar en forma de minerales. Los *minerales* son compuestos inorgánicos naturales que normalmente están formados por dos o más elementos en unas determinadas proporciones en peso (ver Apéndice A). El cuarzo (SiO_2) y la calcita ($CaCO_3$) son ejemplos de minerales.

La mayoría de las rocas contienen diferentes minerales y se dividen en tres grupos según su origen y formación. Las rocas ígneas como el granito provienen de material fundido y, casi en su totalidad, se formaron cuando la tierra se enfrió y se solidificó. A causa de la meteorización, las rocas ígneas y otros tipos de rocas pueden romperse y disgregarse en componentes solubles y no solubles. Después de ser transportados por el agua, el viento o los glaciares, estos componentes se acumulan en depósitos –normalmente en el agua– y con el tiempo se solidifican en rocas *sedimentarias*, como esquistos, areniscas y piedra caliza. A pesar de que sólo forman el 5 por ciento de la corteza terrestre, las rocas sedimentarias tienen una gran importancia ya que aparecen en su mayor parte en la superficie o cerca de ella. Bajo las condiciones extremas de calor y presión en zonas más profundas de la tierra, las rocas ígneas y sedimentarias pueden transformarse en un tercer tipo de roca: las *metamórficas*. De esta manera la cuarcita se forma a partir de las areniscas, la pizarra del esquisto y el mármol de la piedra caliza.

Los procesos de meteorización, que incluyen la desintegración física y la descomposición química de los minerales y las rocas que se encuentran en la superficie o muy cerca de ella, producen los materiales inorgánicos que formarán los suelos. La meteorización implica procesos como el congelamiento y la descongelación o el calentamiento y el enfriamiento, por lo que las sustancias de las rocas se expanden y contraen, hasta fragmentarlas. El agua y el viento suelen transportar los fragmentos de roca a grandes distancias, ejerciendo una acción de desgaste que los fracciona en partículas aún más pequeñas. El agua se introduce entre las partículas, y los materiales solubles se disuelven en ella. El agua, combinada con dióxido de carbono e impurezas del aire, como dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno, forma ácidos diluidos que ayudan a disolver los materiales menos solubles en agua pura. La formación del suelo puede ocurrir en el mismo sitio donde la roca es meteorizada, o bien los materiales originales pueden ser transportados a otros sitios por la gravedad, el viento, el agua o los glaciares.

Los suelos contienen también materiales orgánicos.

Si la luz y las condiciones térmicas lo permiten, logran establecerse bacterias, hongos, algas, líquenes, briófitos y pequeñas plantas vasculares sobre o entre las rocas erosionadas y minerales. El crecimiento de las raíces también puede romper las rocas, y, al morir, sus restos formado el suelo verdadero de los horizontes superiores.

Composición del suelo

junto a los animales con los que conviven se añaden al material orgánico. Finalmente, se instalan plantas mayores que sujetan el suelo con sus raíces y nace una nueva comunidad (Figura 26-4).

Examinando una sección vertical del suelo (Figura 26-5) se observan variaciones en el color, la cantidad de materia orgánica viva o muerta, la porosidad, la estructura y el grado de meteorización. Estas variaciones resultan generalmente en una sucesión de niveles diferenciados que los científicos del suelo denominan *horizontes*. Se reconoce un mínimo de tres horizontes.

El horizonte A (también llamado "capa superior del suelo") es la región superior de mayor actividad física, química y biológica. El horizonte A contiene la mayor parte del material orgánico del suelo, vivo o muerto, como grandes cantidades de hojas muertas y otras plantas, insectos y otros pequeños artrópodos, lombrices de tierra, protozoos, nemátodos y organismos descomponedores (Figura 26-6).

El horizonte B es una región de acumulación. El óxido de hierro, las partículas arcillosas, y pequeñas cantidades de material orgánico son algunos de los materiales que provienen del horizonte A por filtración del agua, moviéndose hacia abajo a través del suelo. El horizonte B contiene mucho menos material orgánico y está menos meteorizado que el horizonte superior.

El horizonte C está compuesto por las rocas y minerales meteorizados y fragmentados de los cuales se ha

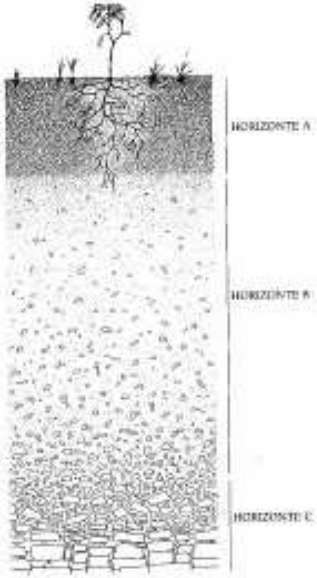
Composición del suelo

Los suelos están formados de materia sólida y espacio poroso (el espacio alrededor de las partículas del suelo). El espacio poroso lo ocupan diferentes proporciones de aire y agua, dependiendo de las condiciones de humedad. El agua en el suelo está principalmente presente en forma de una fina película alrededor de la superficie de las partículas del suelo.

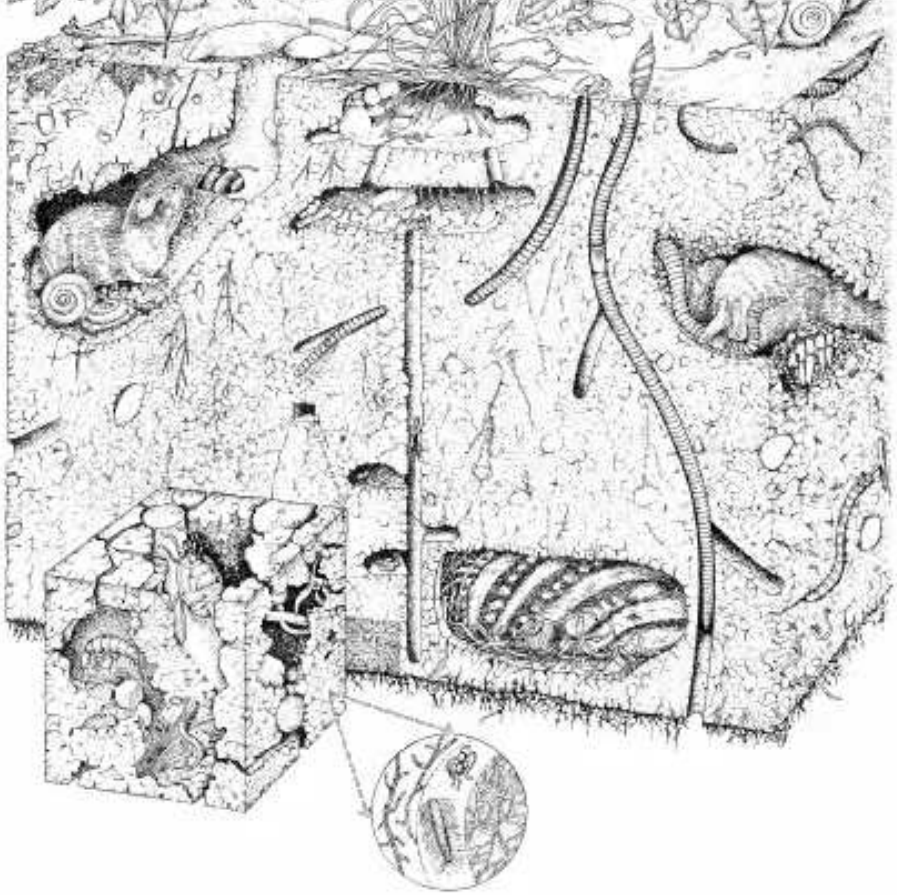
Los fragmentos de roca y minerales en el suelo varían en tamaño desde granos de arena que pueden ser vistos a simple vista, a partículas arcillosas demasiado pequeñas para ser vistas incluso con el menor aumento de un microscopio óptico. La siguiente clasificación es un esquema donde se ordenan las partículas del suelo según su medida:

Partícula	*Diámetro en micrómetros*
Arena gruesa	200-2.000
Arena fina	20-200
Limo	2-20
Arcilla	menos de 2

26-4
Los sistemas fasciculados de las raíces de las gramíneas fijan y mantienen en su lugar a los suelos de las praderas.



26-5
Los tres horizontes primarios, o capas del suelo, que se reconocen en un suelo típico.



26-6
Las plantas comparten el suelo con un gran número de organismos vivos, desde microbios a pequeños mamíferos como topos, musarañas y ardillas terreras. Una multitud de criaturas –principalmente hormigas y lombrices de tierra– airean el suelo y mejoran su capacidad de absorber agua. Llamadas por Aristóteles "los intestinos de la tierra", las lombrices de tierra refinan el suelo procesándole a través de su intestino. El suelo refinado es depositado después en la superficie del suelo en forma de deshechos. En un solo año, las actividades combinadas de las lombrices de tierra pueden producir hasta 500 toneladas de deshechos por hectárea. Los deshechos son muy fértiles, y contienen 5 veces más nitrógeno que el suelo que los rodea, 7 veces más fósforo, 11 veces más potasio, 3 veces más magnesio, y 2 veces más calcio. Las bacterias y los hongos se encargan principalmente de la descomposición de la materia orgánica en los suelos.

EL CICLO DEL AGUA

El suministro de agua de la tierra es estable y se utiliza una y otra vez. La mayoría de esta agua (98 por ciento) está

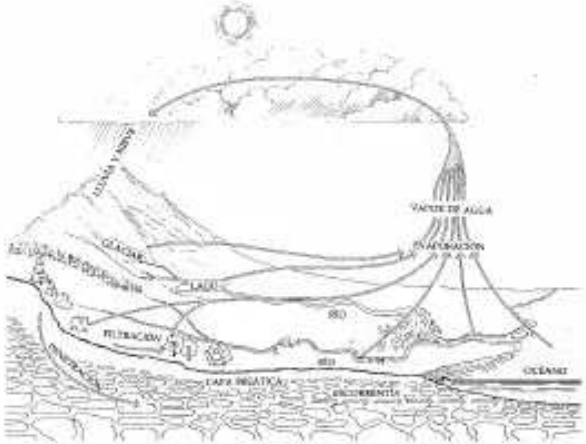
Este movimiento constante de agua desde la tierra a la atmósfera y viceversa se conoce como el ciclo del agua. El ciclo del agua funciona gracias a la energía solar

aniones, que se encuentran en el suelo son NO_3^-, SO_4^{2-}, HCO_3^-, y OH^-. Los aniones son lixiviados del suelo más rápidamente que los cationes ya que no se pueden fijar a partículas de arcilla. El fosfato, que no puede ser arrastrado, es una excepción ya que forma precipitados

presente en océanos, lagos y contenidos de agua. Del 2 por ciento restante, una parte se encuentra congelada en el hielo polar y en los glaciares, parte se encuentra en el suelo, otra está en la atmósfera como vapor de agua y el resto en los cuerpos de los organismos vivientes.

Los rayos solares evaporan el agua de los océanos, lagos y ríos, de la superficie de los suelos húmedos y de los cuerpos de los organismos vivientes, devolviéndola a la atmósfera, desde la que cae otra vez en forma de lluvia.

Parte del agua que cae en el suelo se filtra a través del suelo hasta que alcanza una zona de saturación. En dicha zona, todos los agujeros y grietas de la roca se llenan de agua. Por debajo de la zona de saturación hay roca sólida a través de la cual el agua no puede pasar. La superficie superior de esta zona de saturación se denomina la capa freática.



Los suelos contienen una mezcla de partículas de diferentes tamaños y están divididos según su textura de acuerdo a las diferentes proporciones de partículas presentes en la mezcla. Por ejemplo, los suelos que contienen un 35 por ciento o más de arcilla y un 45 por ciento o más de arena son areno-arcillosos; los que contienen 40 por ciento de arcilla y 40 por ciento o más de limo son limo-arcillosos. Los suelos margosos o francos contienen arena, limo y arcilla en unas proporciones ideales para la agricultura.

La materia sólida de los suelos consta de materiales orgánicos e inorgánicos, en unas proporciones que varían ampliamente para diferentes suelos. El componente orgánico incluye los restos de organismos en diferentes estados de descomposición, así como una amplia gama de plantas y animales vivos. También se pueden incluir estructuras tan grandes como las raíces de los árboles, pero el colectivo vivo está principalmente integrado por hongos, bacterias, y otros microorganismos.

Intercambio de cationes

Los nutrientes inorgánicos que toman las plantas a través de sus raíces están presentes en la solución del suelo como iones. La mayoría de los metales forman iones cargados positivamente, esto es, cationes Ca^{2+}, K^{+} y Na^{+}. Las partículas de arcilla constituyen una reserva de dichos cationes para la planta. En varios puntos de su red cristalina hay un exceso de carga negativa, donde los cationes pueden fijarse y evitar así ser arrastrados por la acción lixiviante del agua que se infiltra en el suelo.

Los cationes apresados de esta manera por las partículas de arcilla pueden ser reemplazados por otros cationes (en un proceso llamado *intercambio catiónico*) y ser liberados a la solución del suelo para ser tomados por la planta. Esta es una de las razones de que las partículas de arcilla sean un componente esencial de los suelos productivos.

Los principales iones cargados negativamente, o insolubles y es absorbido específicamente o se mantiene en la superficie de compuestos que contienen hierro, aluminio y calcio.

La acidez o alcalinidad del suelo está relacionada con la disponibilidad de nutrientes inorgánicos para el crecimiento de la planta. Los suelos varían mucho en su pH, y muchas plantas tienen un estrecho margen de tolerancia. En suelos alcalinos algunos cationes precipitan, y esto hace que a la planta le sea imposible obtener elementos como el hierro, el manganeso, el cobre y el zinc.

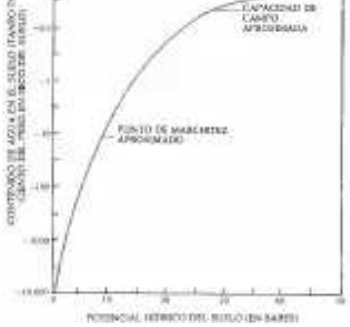
Suelos y agua

Aproximadamente el 50 por ciento del total del volumen del suelo representa el espacio poroso, que está ocupado por proporciones que varían en agua y aire, dependiendo de la humedad. Cuando no más de la mitad del espacio poroso está ocupado por agua, se puede obtener la cantidad de oxígeno necesario para el crecimiento de la raíz y otras actividades biológicas.

Después de una lluvia intensa o de un riego, los suelos retienen cierta cantidad de agua y permanecen húmedos aún cuando la gravedad ha hecho desaparecer el agua sobrante. Si los fragmentos que constituyen el suelo son grandes, los poros y los espacios entre ellos serán grandes; el agua se filtrará rápidamente a través del suelo, y quedará relativamente poca cantidad para el crecimiento de la planta en los horizontes A y B. Gracias a sus poros más finos, los suelos arcillosos pueden retener mucha más cantidad de agua en contra de la gravedad. Así, los suelos arcillosos pueden contener de tres a seis veces más agua que el volumen equivalente de arena. El porcentaje de agua que un suelo puede mantener en contra de la acción de la gravedad recibe el nombre de *capacidad de campo*.

Si a una planta se la deja crecer indefinidamente en una muestra de suelo y no se le añade agua, llegará un momento en que será incapaz de absorber a la suficiente velocidad y se debilitará hasta marchitarse. Si la marchitez es importante, las plantas no pueden recuperarse incluso si se colocan en una cámara húmeda. El porcentaje de agua remanente en un suelo cuando se da dicha marchitez irreversible es el *punto de marchitamiento permanente* o *punto de marchitez del suelo*.

La figura 26-7 muestra la relación entre el contenido de agua del suelo y el potencial con el que dicha agua es retenida por un suelo franco arenoso. Las fuerzas que retienen el agua en el suelo se pueden expresar en los mismos términos (en este caso, potencial hídrico) que las fuerzas para la toma de agua que se dan en las células y los tejidos (ver capítulo 4, páginas 58-59). El potencial hídrico del suelo decrece gradualmente con la reducción de la humedad por debajo de la capacidad de campo. El potencial hídrico del suelo decrece después rápidamente cuando el contenido de humedad se aproxima al punto de marchitez de aproximadamente −15 bares.



26-7
Relación entre el potencial hídrico del suelo y el contenido de agua en un suelo franco arenoso.

CICLOS DE LOS NUTRIENTES

La mayor parte de la materia orgánica del suelo está compuesta por hojas muertas y otras partes de plantas, junto con animales en descomposición. Toda esta materia orgánica se mezcla con las partículas inorgánicas del suelo, y en esa mezcla viven una cantidad impresionante de pequeños organismos que se pasan toda o parte de su vida bajo la superficie del suelo. Una sola cucharadita de tierra puede contener 500 millones de bacterias, 20 millones de hongos filamentosos y 1 millón de protistas. Los animales y microorganismos (Figura 26-6) desintegran la materia orgánica, liberando los nutrientes inorgánicos que pueden ser reutilizados por las plantas. Así, a excepción de los nutrientes que se lixivian del suelo, o los que son arrastrados por los ríos y arroyos hasta el mar, las sustancias que se toman del suelo son constantemente devueltas a él. Tanto los macronutrientes como los micronutrientes son reciclados constantemente a través de los cuerpos de plantas y animales, devueltos al suelo, descompuestos, y tomados de nuevo por las plantas. Cada elemento tiene un ciclo diferente que implica muchos organismos y sistemas enzimáticos diferentes. Sin embargo, el resultado final siempre es el mismo: una gran cantidad del elemento es devuelto constantemente al suelo para ser utilizado de nuevo por la planta.

EL NITRÓGENO Y EL CICLO DEL NITRÓGENO

El nitrógeno del suelo proviene de la atmósfera terrestre. A pesar de que se encuentra en un 78 por ciento en

organismos apresados y absorben los compuestos nitrogenados que contienen, así como otros componentes orgánicos y minerales como potasio y fosfato. La mayoría de las plantas carnívoras se encuentran en panta-

26-9
Las plantas carnívoras atrapan su presa de muchas maneras. (a) La utricularia común (Utricularia vulgaris) *es una*

PLANTAS CARNÍVORAS

Las plantas carnívoras obtienen minerales, incluyendo el nitrógeno fijado, de la presa animal. En algunas de estas

nos, un hábitat que suele ser bastante ácido y por lo tanto no favorable para el crecimiento de las bacterias nitrificantes.

Asimilación del nitrógeno

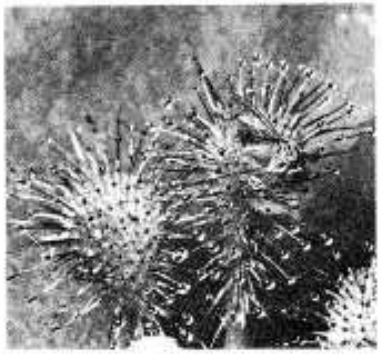
Una vez que entran en la célula de la planta los iones nitrato son reducidos a iones amonio. Este proceso de reducción requiere energía, al contrario que la nitrificación, en la que se oxida el NH_4^+ y se desprende energía. Los iones amonio formados por reducción se transfieren a compuestos que contienen carbono para producir aminoácidos y otros compuestos orgánicos que contengan nitrógeno. Este proceso se denomina *aminación*. La incorporación de nitrógeno a compuestos orgánicos tiene lugar sobretodo en las células jóvenes de la raíz en crecimiento. Los primeros niveles en el metabolismo del nitrógeno aparentemente también se dan en la raíz; casi todo el nitrógeno que asciende por el tallo en el xilema está ya en forma de sustancias orgánicas, principalmente moléculas de varios aminoácidos.

Formación de los aminoácidos

Los aminoácidos están formados por iones amonio y acetoácidos. Estos últimos suelen ser producto de la degradación metabólica de azúcares. El aminoácido que más se forma de esta manera es el ácido glutamínico: el principal portador de nitrógeno a toda la planta. Del aminoácido producido por la aminación de un acetoácido se forman otros aminoácidos por el proceso de *transaminación*, que es transferencia del grupo amino ($-NH_2$) de un aminoácido a un acetoácido y que produce un segundo aminoácido.

Las plantas, ya sea por aminación o transaminación, pueden fabricar todos los aminoácidos que requieren, partiendo del nitrógeno inorgánico. Los animales sólo pueden fabricar 8 de los 20 aminoácidos que necesitan y deben obtener el resto en su dieta. Así, el mundo animal es completamente dependiente del mundo vegetal para obtener sus proteínas y sus carbohidratos, que dependen de él al igual que la mayoría de los organismos dependen en última instancia de la fotosíntesis para obtener su energía.

De las diversas clases de organismos fijadores de

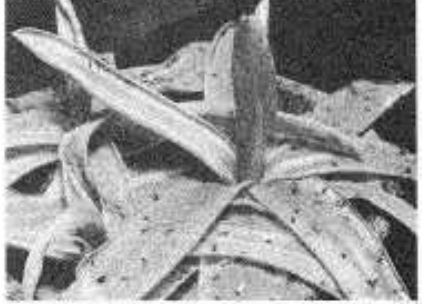


Las trampas son receptáculos pequeños, aplanados y en forma de pera. Cada receptáculo tiene una boca guardada por una puerta colgante. El mecanismo de la trampa consiste en cuatro cerdas rígidas cerca del lado libre inferior de la puerta. Cuando un pequeño animal roza una de estas cerdas, los pelos tuercen el lado inferior de la puerta, con lo que ésta se abre automáticamente. Después entra agua rápidamente dentro del receptáculo, arrastrando al animal hacia el interior, y la puerta se cierra detrás de él. Un cierto número de enzimas segregados por la pared interna del receptáculo y por la población de bacterias residentes digieren al animal, y los minerales y compuestos orgánicos liberados son absorbidos por las paredes celulares de la trampa. Los exoesqueletos no digeridos se quedan dentro del receptáculo. (b) El rosolí (Drosera intermedia) es una pequeña planta, que suele medir unos pocos centímetros de ancho, con pelos en forma de garrote en la superficie superior de su hoja. Las puntas de estos pelos glandulares segregan un líquido claro, pegajoso, o mucílago, que atrae a los insectos. Cuando un insecto queda atrapado por el mucílago, los pelos se doblan hacia el interior hasta que la hoja finalmente se curva alrededor del insecto. Se sabe que los pelos segregan al menos seis enzimas, que junto con las enzimas producidas por las bacterias, especialmente quitinasa digieren al insecto. Los nutrientes liberados por la presa al mucílago son reabsorbidos por las mismas glándulas que segregaron las enzimas digestivas. (Ver también "Plantas Carnívoras").

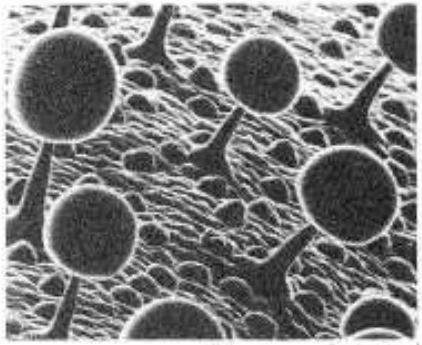
plantas, las moscas y otros insectos son atrapados en la superficie de la hoja, como en (a) *Pinguícula grandiflora*. La captura de pequeños insectos se lleva a cabo por numerosas glándulas pedunculares esparcidas sobre la hoja. Cada una de estas glándulas, como se ve en la microfotografía electrónica de barrido (b), tiene una gota globular de secreción mucilaginosa, de tal manera que la hoja es pegajosa, como un papel atrapamoscas. Los insectos, que entran en contacto con la secreción la estiran en forma de hebras que se solidifican formando fuertes cables, algunos de los cuales pueden observarse reteniendo a la hormiga en (c). Cuanto más se esfuerza el insecto para liberarse, más glándulas toca, y se fija más fuertemente a la hoja. Esparcidas entre las glándulas pedunculares hay glándulas sésiles (b), que no producen ningún material en la superficie si no son estimuladas por el forcejeo de la presa capturada. Las células sésiles liberan entonces una secreción que contienen enzimas que forma rápidamente un charco alrededor del insecto. Estas enzimas digieren la presa y los productos resultantes se acumulan en el charco secretado. Cuando se completa la digestión, el charco es absorbido por la hoja, y los productos de la digestión se distribuyen a las partes en crecimiento de la planta.

Los enzimas digestivos se sintetizan en las glándulas sésiles. Hasta la estimulación estos enzimas están almacenados en vacuolas agrandadas y en la pared, donde pueden ser detectados con técnicas citoquímicas adecuadas. Como se puede ver en (d), por ejemplo, la situación del enzima fosfatasa ácida en las paredes de la cabeza de la glándula se demuestra con el producto oscuro de la reacción. La descarga de los enzimas se produce con el paso rápido de agua a través de la cabeza de la glándula. Este proceso se lleva a cabo con el bombeo de iones cloro de una célula subyacente de reserva. Las "bombas de iones" se encuentran en las membranas de una célula parecida a las de la endodermis: en la célula inactiva están en reposo pero se activan rápidamente con el estímulo de la presa.

Mecanismos similares de secreción se encuentran en otras plantas carnívoras, incluyendo la atrapamoscas (*Dionaea muscipula*) (ver Figura 25-22) y los rosolís (*Drosera*) (ver Figura 26-9).

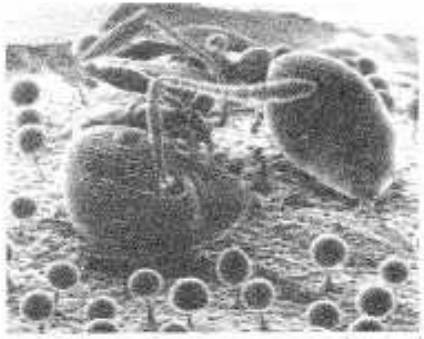


(a)



(b)

(d)



(c)

26-10
(a) *Nódulos fijadores de nitrógeno en las raíces de una planta de soja* (Glycine max). *Estos nódulos son el resultado de una relación simbiótica*

Otros compuestos que contienen nitrógeno

Otros compuestos orgánicos importantes que contienen nitrógeno son: los nucleótidos, como el ATP, ADP, NAD y NADP; la clorofila y otras moléculas orgánicas similares con estructuras de anillo porfirínico; y los ácidos nucleicos, DNA y RNA. Muchas vitaminas, como las del grupo B, contienen nitrógeno. Estas, al igual que los aminoácidos, pueden ser sintetizadas por las plantas, pero los animales deben obtenerlas de ellas.

Pérdida de nitrógeno

Como hemos dicho, los compuestos que contienen nitrógeno de las plantas verdes se devuelven al suelo cuando éstas mueren (o los animales que las hayan comido) y son reciclados por los organismos del suelo. El nitrato disuelto en el agua del suelo es absorbido por las raíces de la planta y reconvertido en componentes orgánicos. Durante todo este ciclo, siempre se "pierde" cierta cantidad de nitrógeno, en el sentido de que no puede ser aprovechado por las plantas de un determinado ecosistema.

Una importante fuente de pérdida de nitrógeno de determinados ecosistemas es el arrancamiento de las plantas del suelo. Los suelos de cultivo presentan a menudo un continuo descenso en el contenido de nitrógeno. También el nitrógeno se pierde cuando la capa superior del suelo desaparece por la erosión o cuando la superficie es destruida por el fuego. El nitrógeno también se pierde por lixiviación: los nitratos y los nitritos, los dos aniones, son particularmente susceptibles para ser lavados de la zona de las raíces a causa de la filtración del agua a través del suelo.

En condiciones anaerobias, el nitrato suele reducirse a formas volátiles del nitrógeno, como el gas nitrógeno (N_2) y el óxido nitroso (N_2O), que vuelve a la atmósfera. Este proceso de reducción, llamado *desnitrificación*, lo realizan numerosos microorganismos. Las condiciones que requiere la desnitrificación, esto es, falta de oxígeno, son características de suelos inundados y hábitats como ciénagas y fangales. Una provisión de materia orgánica fácilmente descomponible es la fuente de energía que necesitan las bacterias desnitrificantes y, si otras condiciones son apropiadas, estimulan la desnitrificación.

Fijación del nitrógeno

Si el nitrógeno que es extraído de la tierra no fuera continuamente reemplazado, toda la vida en la tierra desaparecería lentamente. El suelo vuelve a proveerse de este elemento por la fijación del nitrógeno.

La fijación del nitrógeno, que sólo la pueden realizar en cantidades significativas ciertas bacterias, es un proceso indispensable para todos los organismos vivos, nitrógeno, las bacterias simbióticas son con mucho las más importantes en cuanto a la cantidad de nitrógeno fijado. La más común de las bacterias fijadoras de nitrógeno es *Rhizobium*, una bacteria que invade las raíces de las leguminosas, como la alfalfa (*Medicago sativa*), los tréboles (*Trifolium*), los guisantes o arveja (*Pisum sativum*), la soja (*Glycine max*) y las judías (*Phaseolus*) (ver Figuras 26-1 y 26-10).

Los efectos beneficiosos para el suelo que se derivan del cultivo de plantas leguminosas se conocen desde hace siglos. Theophrastus, que vivió en el tercer siglo a.C., escribió que los griegos utilizaban cultivos de habas (*Vicia faba*) para enriquecer los suelos. Donde se cultivan leguminosas, parte del nitrógeno "extra" se libera al suelo, pudiendo ser utilizado por otras plantas. En la agricultura moderna es una práctica habitual la rotación de cultivos. Por ejemplo, se puede alternar una cosecha de cereales, como el maíz (*Zea mays*), con una de leguminosas como la alfalfa. Las plantas leguminosas pueden ser después cosechadas para forraje dejando las raíces ricas en nitrógeno o, mejor aún, se puede enterrar toda la planta mediante el arado. Una cosecha de alfalfa enterrada puede añadir de 300 a 350 kilogramos de nitrógeno por hectárea al suelo. Estos sistemas biológicos añaden a la superficie de la tierra por lo menos de 150 a 200 millones de toneladas de nitrógeno fijado al año.

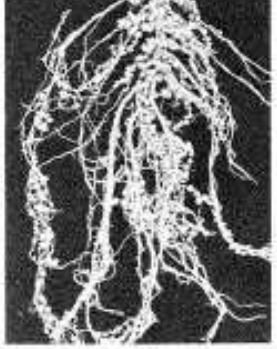
En 1914 se desarrolló un proceso industrial para la fijación del nitrógeno atmosférico. Desde entonces, la producción comercial de nitrógeno fijado se ha incrementado continuamente hasta los 50 millones de toneladas por año actuales. La mayoría de este nitrógeno se utiliza para fertilizantes. La fijación industrial se lleva a cabo, desafortunadamente, con un alto coste energético en términos de combustibles fósiles.

En las tormentas los rayos pueden también fijar pequeñas cantidades de nitrógeno que son depositadas en el suelo por la lluvia. El agua de lluvia trae a veces también amonio y óxidos de nitrógeno escapados a la atmósfera. Unas medidas llevadas a cabo durante 5 años en una estación experimental de Inglaterra mostraron que el agua de la lluvia suministraba 7,1 kilogramos de nitrógeno por hectárea cada año.

Simbiosis que fijan nitrógeno

En las asociaciones simbióticas entre *Rhizobium* y las leguminosas, la planta proporciona a la bacteria compuestos de carbono como fuente de energía para la fijación del nitrógeno y otras actividades metabólicas, así como un entorno protector y, a su vez, recibe nitrógeno en una forma utilizable para la producción de proteínas vegetales.

Las bacterias *Rhizobium* (Figura 26-11a), o rizobios, entran en los pelos radicales de las leguminosas cuando éstas son aún plántulas. El establecimiento de la simbiosis de fijación de nitrógeno entre *Rhizobium japonicum* y la soja (*Glycine max*) empieza con el acoplamiento de la bacteria a los pelos en desarrollo de la raíz



(a)

(b)

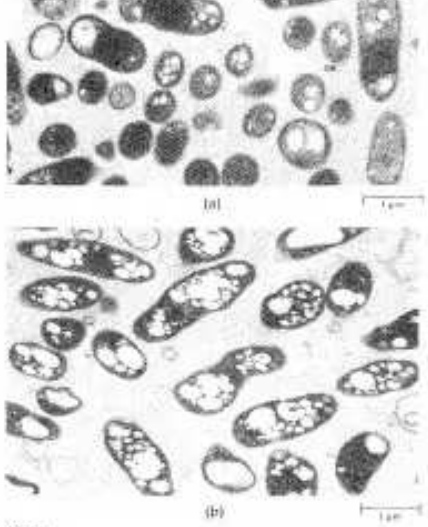
entre las células de la raíz de esta planta leguminosa y la bacteria Rhizobium. *(b) y (c) Microfotografías electrónicas de barrido de nódulos fijadores de nitrógeno del trébol blanco* (*Trifolium repens*).

(Figura 26-12a). Muchos de estos pelos de radicales se transforman en estructuras deformadas y a menudo muy enmarañadas. Después del acoplamiento, la bacteria penetra en la pared de la célula del pelo radical. La degradación de la pared celular en el lugar de entrada se debe probablemente a los enzimas que produce la bacteria. Durante la penetración de una célula de *Rhizobium*, el crecimiento de la punta del pelo de la raíz se detiene y es redirigido al lugar de penetración, donde se deposita una cúpula de material de pared celular nuevo. Debido al crecimiento progresivo de la pared celular, desde esta cúpula hacia dentro del pelo de la raíz, se forma una estructura tubular denominada *hebra de infección* (Figura 26-12b). En un solo pelo de la raíz pueden penetrar varios *Rhizobium*. Una vez dentro del pelo, las bacterias son transportadas a través de la célula por las hebras de infección, primero a la base del pelo infectado y luego a través de las paredes celulares hacia el interior de las células de la región cortical de la raíz. El simbionte bacteriano también induce la división celular en regiones localizadas de la corteza, y luego penetra en ellas gracias al crecimiento y ramificación de las hebras de infección (Figura 26-12c, y 26-13). Debido a la liberación de las bacterias de la hebra de infección en envolturas provenientes de las membranas citoplasmáticas del pelo huésped y a la continua proliferación de *bacteroides* (nombre que reciben los rizobios ya crecidos; Figura 26-11b) y las células corticales de la raíz, se forman unos crecimientos tumorales denominados *nódulos* (Figura 26-10). El sistema de infección y formación de nódulos en las raíces de otras leguminosas es aparentemente similar al de la soja.

Los nódulos de las raíces de las leguminosas están formados en parte por células infectadas con *Rhizobium* que adquieren un gran tamaño y en parte por células más pequeñas y no infectadas dispersas entre las anteriores (Figura 26-14). Hasta hace poco las células no

(c)

26-12
Primeros momentos de la infección de la soja por Rhizobium japonicum.
(a) Microfotografía electrónica de barrido que muestra la bacteria (flechas)



26-11
(a) Bacteria en su forma de vida libre. (b) La forma bacteroide que toma la bacteria cuando entra en las células de la raíz.

infectadas eran ignoradas ya que se pensaba que desempeñaban un papel insignificante en el metabolismo del nitrógeno recién fijado y sólo servían de soporte. No obstante, en el caso de la soja, está claro que las células no infectadas tienen un papel muy importante en la producción de ureidos (derivados de la urea) a partir del N_2 recién fijado por las células infectadas.

Las leguminosas se pueden dividir en varios grupos según el principal compuesto nitrogenado transportado desde los nódulos a todas las partes de la planta. Por ejemplo, las vezas (*Vicia*), los altramuces (*Lupinus*), y los guisantes (o arveja) pertenecen a un grupo que transportan el nitrógeno fijado principalmente en forma del aminoácido asparagina. La soja, el género *Vigna* y las judías pertenecen a un grupo que produce ureidos para el transporte de nitrógeno. Los pasos primarios de la producción de ureidos se dan en las células infectadas y los restantes en las células no infectadas.

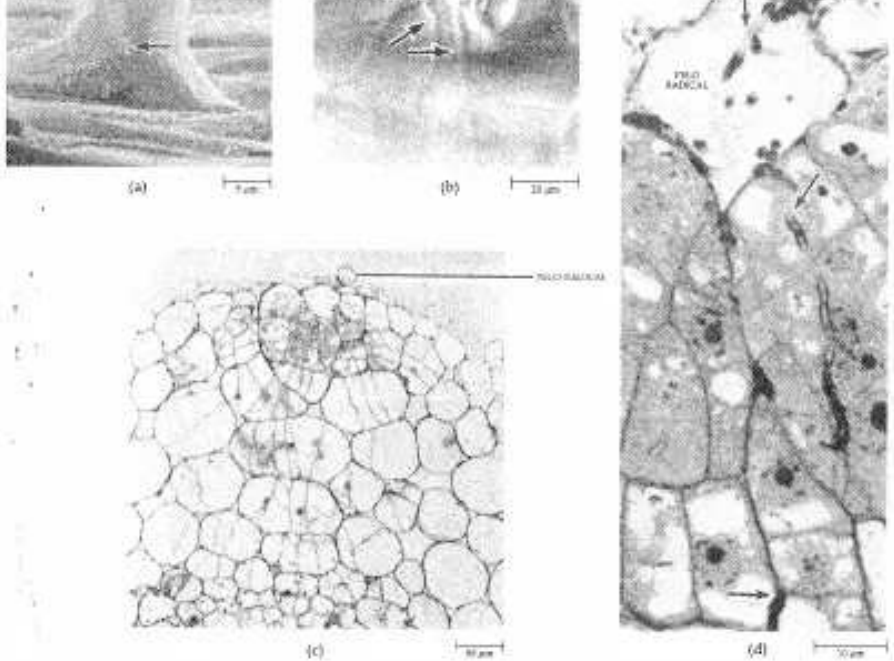
Las células no infectadas de los nódulos desarrollan grandes microcuerpos (peroxisomas) y abundante retículo endoplasmático tubular (Figura 26-15). Los enzimas implicados en los pasos finales de la formación de ureidos están aparentemente localizados en estos componentes celulares.

pegada al pelo radical recién emergido. (b) Microfotografía de interferencia diferencial de contraste que muestra un pelo corto y rizado que contiene múltiples hebras de infección (flechas). (c) Sección transversal de una raíz infectada donde se observa un desarrollo temprano del meristema del nódulo. En esta etapa, la mayoría de las divisiones celulares son anticlinales (forman ángulos rectos con la superficie) a través de la corteza. En el meristema nodular adyacente al pelo de la raíz infectado, las células se han dividido también en otros planos. (d) Mayor ampliación de una sección transversal que muestra el pelo infectado de la raíz y el meristema nodular adyacente. Las hebras de infección (flechas) se pueden ver en el pelo radical y en el meristema adyacente.

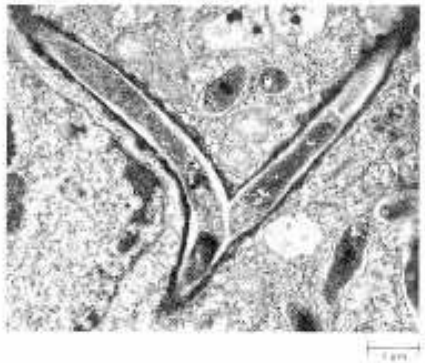
La simbiosis entre una especie de *Rhizobium* y una leguminosa es bastante específica: por ejemplo, la bacteria que invade e induce la formación de nódulos en las raíces del trébol (*Trifolium*), no inducirá nódulos en las raíces de la soja (*Glycine*). Actualmente se dispone comercialmente de variedades específicas de *Rhizobium* (inóculos), cultivadas en laboratorio. Mezclando la bacteria conveniente con la semilla de la leguminosa en el momento de la siembra, los agricultores se aseguran de que en el suelo se encuentre la bacteria adecuada para formar asociaciones efectivas con el cultivo, a fin de obtener una buena fijación del nitrógeno. En la actualidad se está investigando el mecanismo mediante el que *Rhizobium* interactúa exclusivamente con la raíz de una leguminosa específica. La bacteria y la leguminosa se reconocen mediante una proteína vegetal (lectina) que se encuentra en la superficie de la raíz. La lectina se acopla a un polisacárido de la superficie de una célula de *Rhizobium* efectiva pero no a un polisacárido de la superficie de una bacteria no efectiva.

Las leguminosas son, con mucho, el mayor grupo de plantas que se asocian con las bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno. No obstante hay unas pocas simbiosis que fijan nitrógeno en las que están implicadas plantas que no son leguminosas. Los alisos (*Alnus*), por ejemplo, forman nódulos que son inducidos y contienen actinomicetes que fijan nitrógeno, en vez de *Rhizobium*. El mirto de Brabante o laurel de cera (*Myrica gale*), la *Comptonia*, y las lilas de montaña (*Ceanothus*) también forman asociaciones simbióticas con actinomicetes (ver Capítulo 11).

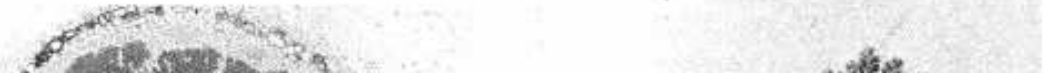
Otra relación simbiótica es de considerable interés práctico en ciertas partes del mundo. *Azolla* es un pequeño helecho de agua flotante, y *Anabaena* es una cianobacteria que fija nitrógeno y habita en las cavidades de las frondes de *Azolla* (Figura 26-16). El helecho, infectado con *Anabaena* puede contribuir hasta con 50 kilogramos de nitrógeno por hectárea. En el Extre-



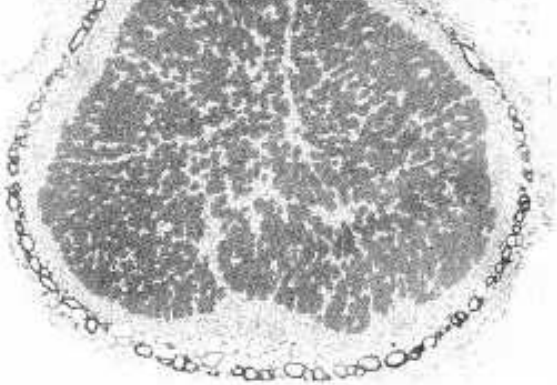
26-13
Microfotografía electrónica de una hebra de infección ramificada que contiene bacteroides en una célula de un nódulo infectado de soja.

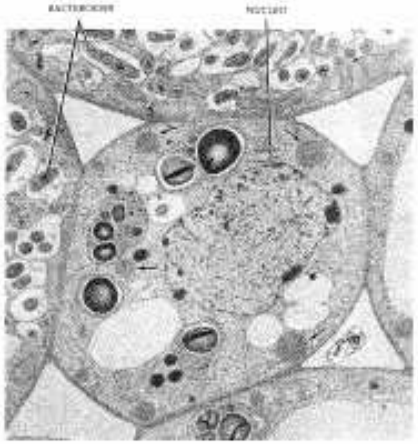


26-14
Microfotografía electrónica de un nódulo maduro de la raíz de la soja. Se pueden ver células vacuoladas no infectadas entre las células infectadas



teñidas de oscuro.





26-15
Microfotografía electrónica de una porción de un nódulo de soja que muestra una célula no infectada (centro) adyacente a células infectadas (arriba y a la izquierda). Las células infectadas contienen muchos bacteroides. Observe los numerosos microcuerpos (flechas) en la célula no infectada. Comparado con las células no infectadas, el volumen de mitocondrias en las células infectadas es cuatro veces mayor –aparentemente un reflejo de la enorme cantidad de ATP que requieren los bacteroides.

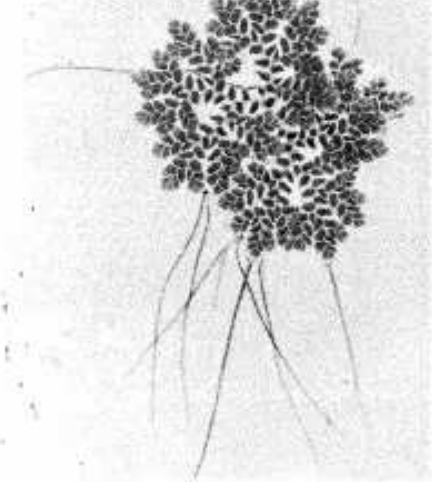
mo Oriente, por ejemplo, se dejan crecer densas vegetaciones de *Azolla-Anabaena* en los arrozales (ver también Figura 11-12b). Llega un momento en que las plantas de arroz eclipsan a *Azolla*, y conforme el helecho va muriendo, el nitrógeno se libera y es utilizado por las plantas de arroz.

Microorganismos de vida libre que fijan nitrógeno

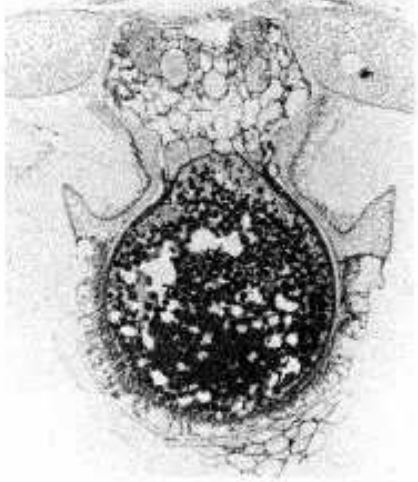
Las bacterias no simbióticas de los géneros *Azotobacter* y *Clostridium* pueden fijar nitrógeno. *Azotobacter* es aerobia, y *Clostridium* anaerobia; las dos son bacterias saprófitas comunes del suelo. Se ha estimado que probablemente añaden cerca de 7 kilogramos de nitrógeno a una hectárea de suelo por año. Otro importante grupo incluye muchas bacterias fotosintéticas como las cianobacterias.

Las diferencias entre la fijación del nitrógeno por bacterias de vida libre y por bacterias que viven en asociaciones simbióticas no son siempre claras. Por ejemplo, las bacterias aeróbicas *Azotobacter*, que fijan nitrógeno, crecen regularmente alrededor de las raíces de ciertas gramíneas, como la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) donde tienen un importante papel suministrando nitrógeno a las plantas. Las gramíneas (y otras plantas) presumiblemente exudan compuestos orgánicos que sirven de fuente de energía a estas bacterias que "viven libremente". Se puede hablar de una asociación que se aproxima a la simbiosis.

El enzima que lleva a cabo la fijación del nitrógeno se llama nitrogenasa. La nitrogenasa contiene molibdeno, hierro, y grupos prostéticos sulfhídricos, por tanto los sistemas biológicos necesitan estos elementos para la fijación del nitrógeno. La nitrogenasa también utiliza grandes cantidades de ATP como fuente de energía para la fijación del nitrógeno, haciéndolo un proceso metabólico caro.



(a)



(b)

26-16
(a) Azolla caroliniana, *un helecho acuático que crece en asociación simbiótica con la cianobacteria* Anabaena. (b) *La simbiosis* Azolla-Anabaena *es única entre las simbiosis fijadoras de nitrógeno en cuanto a que la relación se mantiene durante el ciclo de vida del huésped. Aquí se pueden ver filamentos de* Anabaena *asociados con un gametófito femenino (megagametófito) que se ha desarrollado de una megáspora germinada.*

Además de reducir N_2 a NH_4^+, la nitrogenasa también convierte el acetileno, una molécula de triple enlace, a etileno, de doble enlace. La conversión de acetileno a etileno (un ejemplo de sustrato alternativo para un enzima) es un ensayo de actividad de la nitrogenasa utilizado habitualmente.

Como hemos dicho anteriormente, a pesar de que las plantas no requieren cobalto como micronutriente, los microorganismos que se encargan de la fijación del nitrógeno sí lo necesitan. Así pues, el cobalto, aunque no forma parte del enzima nitrogenasa, se requiere para la fijación simbiótica del nitrógeno.

EL CICLO DEL FÓSFORO

En contraste con el ciclo del nitrógeno, el ciclo del fósforo (Figura 26-17) parece más simple porque hay menos pasos, y determinados pasos no dependen de grupos específicos de microorganismos. El ciclo del fósforo también difiere del ciclo del nitrógeno en que la corteza terrestre, más que la atmósfera, es la principal reserva de fósforo. Como hemos dicho anteriormente, la meteorización de las rocas y minerales durante largos períodos de tiempo es la fuente de la mayor parte del fósforo en la solución del suelo.

Comparado con el nitrógeno, la cantidad de fósforo que necesitan las plantas es relativamente pequeña (ver Tablas 26-1 y 26-2). No obstante, de todos los elementos cuya reserva principal es la corteza terrestre, el fósforo es el que probablemente limita más el crecimiento de las plantas. En Australia por ejemplo, donde los suelos están extremadamente erosionados y son deficientes en fósforo, la distribución y los límites de las comunidades naturales de plantas están a menudo definidos por el fosfato disponible en el suelo.

El fósforo circula de plantas a animales y es devuelto al suelo en formas orgánicas de residuos y deshechos; estas formas de fósforo se convierten en fosfato inorgánico para ser de nuevo reutilizables por las plantas (Figura 26-17).

A causa de la erosión, la contaminación y las pérdidas por escorrentía, grandes cantidades de fósforo se descargan en los ríos y arroyos. Finalmente este fósforo alcanza el mar, donde se deposita en forma de sedimentos junto con los restos de organismos. En el pasado el uso de guano (depósitos de excrementos de aves marinas) como fertilizante para la agricultura devolvía

parte del fósforo oceánico a los ecosistemas terrestres. De todas maneras, la mayor parte del fósforo que se encuentra en sedimentos marinos a gran profundidad sólo volverá a estar disponible mediante levantamientos geológicos mayores. Para contrarrestar esta pérdida

ABONO DE MEZCLA (COMPOST)

La elaboración de abonos "caseros" (compost), una

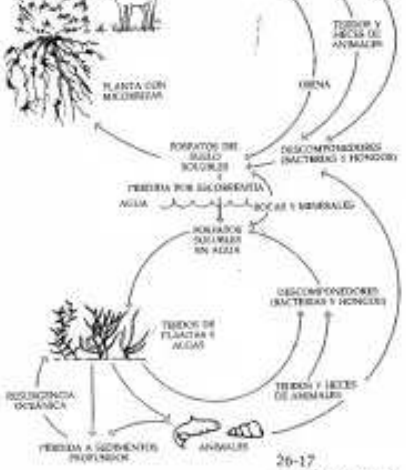
se están explotando a gran escala depósitos de roca fosfática para su utilización como fertilizante en la agricultura.

EFECTOS DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS EN LOS CICLOS DE NUTRIENTES

El funcionamiento normal de los ciclos del nitrógeno, el fósforo y otros nutrientes requiere la transferencia ordenada de elementos de un paso a otro del ciclo para evitar la excesiva acumulación o el agotamiento de nutrientes en cualquier etapa. Durante millones de años los organismos han dispuesto de las cantidades necesarias de nutrientes inorgánicos esenciales, resultado del funcionamiento normal de estos ciclos. No obstante, en los últimos años, las actividades humanas han tenido un efecto drástico en alguno de ellos (y esto con el tiempo puede conducir a acumulaciones dañinas y agotamiento de nutrientes en etapas específicas de uno o más ciclos de nutrientes). Por ejemplo, el incremento de la erosión del suelo ha acelerado la pérdida de fósforo. Además, en vez de reciclarse, el fósforo presente en las aguas residuales se pierde comúnmente cuando éstas son vertidas en ríos que van al mar.

El funcionamiento normal del ciclo del nitrógeno requiere un equilibrio entre los procesos de fijación, que toman el nitrógeno de la reserva atmosférica, y las reacciones de desnitrificación, que los devuelven a ella. Recientemente ha habido una introducción masiva de nitrógeno fijado (nitratos) en el medio ambiente debido al extendido uso de fertilizantes comerciales. Dado que el nitrógeno en forma de nitratos se filtra fácilmente por la tierra, se ha incrementado la contaminación del agua subterránea, lagos y arroyos. Además, las zonas pantanosas y fangales que son los principales focos de desnitrificación se están destruyendo a un ritmo alarmante con la construcción de edificios, tierras de cultivo o vertederos.

Para disminuir la pérdida de los nitratos del suelo por lixiviación, se ha propuesto otra manipulación del ciclo del nitrógeno que puede resultar una práctica habitual en la agricultura. Consiste en la aplicación de una sustancia química que inhibe selectivamente la bacteria nitrificante *Nitrosomonas* durante un periodo limitado de tiempo después del cual se desintegra. Esta práctica ayudaría a retener la mayor parte del nitrógeno del fertilizante en forma de amonio hasta que el nitrógeno pudiera ser absorbido por las plantas. Como suele suceder en una manipulación ambiental esta posibilidad presenta inconvenientes. Por ejemplo, grandes cantidades de amoniaco pueden ser bastante tóxicas a algunas plantas de cultivo.



26-17
El *ciclo del fósforo.*

SUELOS Y AGRICULTURA

En situaciones normales, los elementos presentes en el suelo se reciclan para ser disponibles de nuevo para la planta. Como hemos dicho anteriormente las partículas de arcilla cargadas negativamente son capaces de retener iones cargados positivamente, como Ca^{+}, Mg^{+}, K^{+}. Las raíces extraen los iones de las partículas, ya sea directamente o después de haber pasado a la solución del suelo. En general, los cationes requeridos por las plantas están presentes en grandes cantidades en los suelos fértiles, y las cantidades que puede tomar una cosecha son pequeñas. No obstante, cuando una serie de cultivos crece en un determinado terreno y los nutrientes son continuamente extraídos del ciclo al ser cosechados, algunos de estos cationes (más comúnmente el potasio) pueden llegar a agotarse de tal manera que deban utilizarse fertilizantes para reponerlo.

Los programas para complementar el suministro de nutrientes a las cosechas agrícolas y hortícolas deberían basarse en una aproximación sistemática que igualara las cantidades de nutrientes requeridas para producir una cosecha determinada y los nutrientes disponibles para las plantas provenientes de todas las fuentes. A menudo, los residuos del suelo y plantas, no pueden suministrar los nutrientes necesarios, y deben ser añadidas cantidades suplementarias con la aplicación de fertilizantes comerciales, residuos orgánicos como abono, o una combinación de los dos.

El nitrógeno, el fósforo y el potasio son los tres

práctica tan antigua como la agricultura misma, ha incrementado su interés porque es una manera de utilizar los deshechos orgánicos para convertirlos en fertilizantes. El producto inicial es cualquier conjunto de materia orgánica –hojas, desperdicios de cocina, estiércol animal, paja, recortes de césped, aguas de albañal, serrín– y la población de bacterias y otros microorganismos que están presentes normalmente. Los únicos requisitos adicionales son oxígeno y humedad. La molienda de la materia orgánica no es esencial pero se consigue una mayor área superficial para el ataque microbiano y, así, se acelera el proceso.

En un montón de materia orgánica el crecimiento microbiano se acelera bastante rápidamente y genera calor, que en gran parte se retiene porque las capas exteriores de materia orgánica actúan como aislante. En una acumulación grande (2 metros x 2 metros x 1,5 metros, por ejemplo), la temperatura interior llega a los 70 °C; en pequeños montones, normalmente alcanza los 40 °C. A medida que la temperatura aumenta, la población de descomponedores cambia, con formas termofílicas y termotolerantes que reemplazan a los organismos previamente presentes. A medida que las formas originales mueren, su materia orgánica también se transforma en parte del producto. Un efecto secundario útil del incremento de temperatura es que la mayoría de las bacterias patógenas que pudieran haber estado presentes, por ejemplo, en aguas de albañal, son destruidas, así como quistes, huevos, y otras formas inmaduras de parásitos animales y vegetales.

Con el paso del tiempo también se dan cambios del pH en la materia orgánica acumulada. El valor inicial del pH normalmente es un poco ácido (más o menos 6), que es comparable a la parte líquida de la mayoría de la materia vegetal. Durante las etapas iniciales de descomposición, la producción de ácidos orgánicos causa una mayor acidificación, con lo que el pH desciende a un valor entre 4,5 y 5,0.

No obstante, conforme la temperatura aumenta, también aumenta el pH; la materia orgánica ya convertida en abono puede tener valores ligeramente alcalinos (7,5 a 8,5).

Un factor importante en la elaboración del abono (como relación de carbono a nitrógeno. Una razón de aproximadamente 30 a 1 (por peso) es óptima. Si la proporción de carbono es mayor, el crecimiento microbiano disminuye. Si la proporción de nitrógeno es mayor, parte se escapa como amoniaco. Si el abono resultante es demasiado ácido, puede añadirse cal (carbonato cálcico) para equilibrar el pH; no obstante si se añade un tampón amortiguador como éste en exceso, se incrementará la pérdida de nitrógeno.

Estudios sobre los residuos orgánicos municipales en Berkeley, California, demostraron que si grandes pilas se mantenían húmedas y ventiladas, la formación del abono se podía completar en sólo dos semanas. No obstante, durante el invierno se necesitan generalmente tres meses o más para completar el proceso. Si se añade abono al suelo antes de que se complete el proceso de formación, se puede reducir temporalmente el nitrógeno soluble del suelo.

Dado que reduce considerablemente el volumen de desperdicios vegetales, la elaboración de abonos puede ser una manera muy útil de disponer de los desperdicios. En Scarsdale, Nueva York, por ejemplo, las hojas convertidas en abono en un emplazamiento municipal se redujeron a un quinto de su volumen inicial. Al mismo tiempo, fueron un útil acondicionador del suelo, mejorando su ventilación y la capacidad de retención hídrica. Análisis químicos indican, no obstante, que un abono rico contiene comúnmente, en peso en seco, de 1,5 a 3,5 por ciento de nitrógeno, de 0,5 a 1,0 por ciento de fósforo y de 1,0 a 2,0 por ciento de potasio solamente, mucho menos que los fertilizantes comerciales. No obstante, a diferencia de dichos fertilizantes, el abono puede ser una fuente de casi todos los elementos conocidos que necesitan las plantas. El abono suministra un equilibrio constante de nutrientes, liberándolos gradualmente a medida que se descomponen en el suelo.

Dado que los fertilizantes comerciales son cada vez más caros y menos accesibles y nuestras aguas se ven cada vez más contaminadas con la escorrentía de fertilizantes y desechos orgánicos, el abono de mezcla (compost) es una alternativa cada vez más atractiva.

elementos que se encuentran más comúnmente en fertilizantes comerciales. Los fertilizantes suelen etiquetarse con la fórmula que indica el porcentaje de cada uno de ellos. Un fertilizante 10-5-5, por ejemplo, contiene 10 por ciento de nitrógeno (N), 5 por ciento de pentaóxido de fósforo (P_2O_5), y 5 por ciento de óxido de potasio (K_2O).

Otros nutrientes inorgánicos esenciales, a pesar de ser requeridos en cantidades muy pequeñas, pueden llegar a ser factores limitadores en las tierras de cultivo.

INVESTIGACIÓN DE LA NUTRICIÓN DE LAS PLANTAS

La investigación de los nutrientes inorgánicos esenciales para las plantas de cultivo –particularmente de las cantidades necesarias para una cosecha óptima y de las capacidades de los distintos tipos de suelo para suministrarlos– ha sido de gran valor práctico en agricultura y horticultura. Debido al crecimiento continuo de las necesidades mundiales de alimentos, este tipo de investigación continuará siendo indudablemente esencial.

Toxicidades y deficiencias del suelo

Las modificaciones y manipulaciones del suelo como la incorporación de fertilizantes, el aumento del pH con cal, o el lavado con agua del exceso de sales, puede que no sean las únicas maneras de mantener y mejorar la productividad de las cosechas en suelos que se encuentren por debajo del nivel óptimo. Utilizando los conocimientos y las técnicas de multiplicación y nutrición de las plantas, puede ser posible seleccionar y desarrollar cultivares de especies que se adapten mejor al crecimiento en ambientes deficientes en nutrientes que los

cultivares comerciales actuales. La validez de este tipo de investigación se confirma con la presencia de plantas silvestres en entornos nutritivos que son muy diferentes de los entornos corrientes donde crecen las plantas de cultivo; por ejemplo las turberas ácidas de

ra de la eficiencia de la asociación *Rhizobium*-leguminosa, por ejemplo, mediante la selección genética de leguminosas y bacterias para identificar combinaciones que resulten en un aumento de la fijación en ambientes

geno se transfirió de la bacteria *Klebsiella pneumoniae* a *Escherichia coli* incorporando los genes a un plásmido que luego se introduce en las células de *E. coli* (Figura 26-19). *E. coli* modificada genéticamente fijaba el nitró-

Sphagnum, donde el pH puede llegar a ser menor de 4,0 y los deshechos de minas, que a menudo contienen altas concentraciones de metales potencialmente tóxicos, como zinc y níquel.

Se ha llevado a cabo una investigación para desarrollar variedades de judía o frijol (*Phaseolus vulgaris*) que puedan tolerar deficiencias de potasio. Se recogieron variedades de judía de todo el mundo y se las hizo crecer en una solución que contenía menos potasio del necesario para un crecimiento óptimo. Todos los demás nutrientes estaban a la concentración óptima. Los resultados extremos del crecimiento de judías con deficiencia de potasio se muestran en la Figura 26-18. La línea 58 (a la izquierda) es casi normal: la línea 63 (a la derecha) muestra los síntomas de una deficiencia importante de potasio. En otro aspecto de esta área de investigación relativamente nueva, Emanuel Epstein y sus colaboradores de la Universidad de California (Davis) han tenido un éxito extraordinario al aislar variedades de cebada (*Hordeum vulgare*) que toleran altas concentraciones salinas. Las variedades más tolerantes crecían razonablemente bien incluso cuando eran regadas con agua de mar en vez de agua dulce.

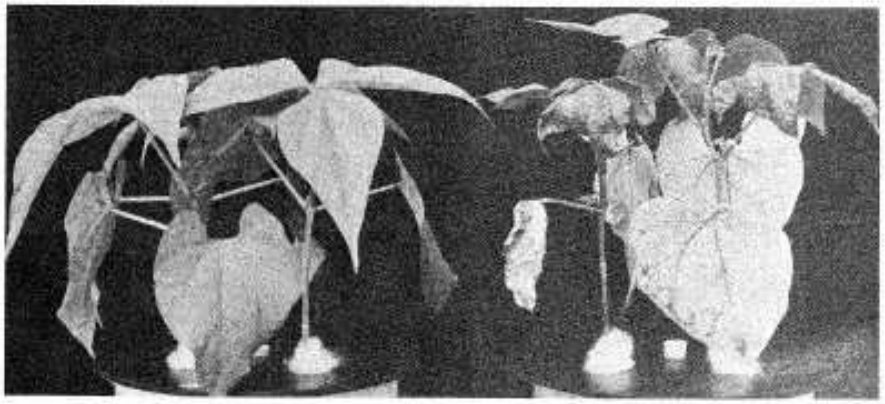
Eficiencia de la fijación del nitrógeno

La manipulación de la fijación biológica del nitrógeno ofrece también un gran potencial para mejorar la eficiencia en la utilización del nitrógeno. Un aspecto de investigación en esta área está relacionado con la mejoría de cultivos, por ejemplo, de variedades de judías específicas. Esto podría darse gracias a una mayor eficiencia fotosintética en las leguminosas con lo que habría más hidratos de carbono disponibles para la fijación del nitrógeno y crecimiento de las bacterias. Hay que tener en cuenta, no obstante, que la fijación del nitrógeno requiere una cantidad considerable de energía y que cualquier incremento en la fijación podría ser a expensas de una menor productividad del vástago.

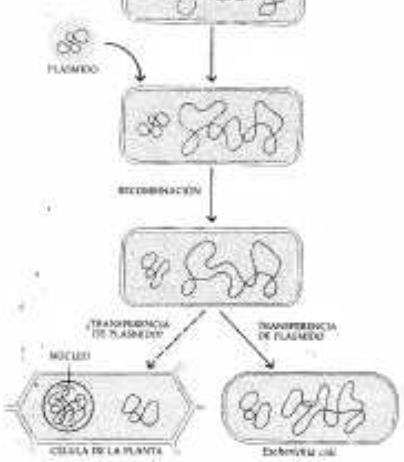
Un segundo aspecto de investigación es el desarrollo de nuevas y más efectivas asociaciones de bacterias de vida libre, fijadoras de nitrógeno, y plantas superiores. En Brasil, a principios de los años 1970, se hallaron varios tipos de bacterias fijadoras de nitrógeno que crecían en asociación con las raíces de ciertas gramíneas tropicales: por ejemplo se encontró que Digitaria mantenía poblaciones de la bacteria *Azospirillum*. Desde entonces se han encontrado asociaciones similares con algunos de los principales cultivos del mundo, como el maíz y la caña de azúcar (*Saccharum*). Aún cuando los beneficios prácticos a la agricultura podrían ser enormes, la efectividad de las asociaciones de bacterias fijadoras de nitrógeno y gramíneas como el maíz son aún desconocidas.

Probablemente la investigación de las modificaciones genéticas y la transferencia de los genes necesarios para la fijación del nitrógeno de un organismo a otro utilizando las técnicas más sofisticadas de la biología molecular sea la más emocionante. La transferencia de los genes apropiados entre organismos ya se ha dado. El grupo de genes responsables de la fijación del nitrógeno en determinadas condiciones.

Los genes fijadores de nitrógeno podrían ser transferidos a especies no fijadoras, como el maíz, pero esto generá una serie de problemas que van más allá de la transferencia de los genes, como la protección del enzima que fija el nitrógeno contra la acción del oxígeno, que inhibe la fijación. Así pues, los investigadores en este campo no son muy optimistas sobre la factibilidad de llevar a cabo una transferencia efectiva de este tipo.



26-18
Comparación de los síntomas de deficiencia de potasio en la judía (Phaseolus vulgaris). La variedad de judía (o frijol) de la izquierda es tolerante a un nivel deficiente de potasio, mientras que la planta de la derecha es claramente una variedad no tolerante.



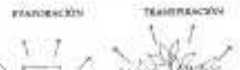
26-19
Transferencia de genes fijadores de nitrógeno (nif) de una bacteria fijadora de nitrógeno a un organismo incapaz de fijar el nitrógeno. Los genes nif de Klebsiella pneumoniae *se incorporaron a un segmento de DNA extracromosómico (un plásmido) y después fueron transferidos a* Escherichia coli, *una bacteria que no puede fijar el nitrógeno. A pesar de ser un primer paso esencial, la transferencia genética no asegura que el organismo que lo recibe fijará el nitrógeno. E. coli modificada genéticamente, por ejemplo, producía el enzima nitrogenasa, necesario para la fijación del nitrógeno, pero solamente podía fijarlo cuando el enzima se protegía experimentalmente del oxígeno. Esto es, las "nuevas" habilidades fijadoras de nitrógeno de la bacteria no incluían la habilidad de resguardar el enzima crítico de la oxidación. En teoría, las capacidades fijadoras de nitrógeno se podrían transferir vía plásmidos a células de especies no fijadoras.*

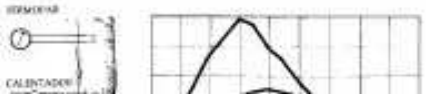
Efectos de la contaminación

Los efectos tóxicos de varios agentes inorgánicos descargados en el medio ambiente como contaminantes, son también motivo actual de investigación. Las plantas de cultivo, por ejemplo, pueden ser afectadas adversamente por metales pesados como el cobre y el cadmio. Los ecosistemas acuáticos, en particular, han sido dañados ya que se han convertido en lugares de acumulación de deshechos industriales y municipales. La introducción de nitrógeno y fósforo –los nutrientes primarios para la eutrofización– en los ecosistemas de agua dulce ha provocado un crecimiento masivo de algas y fanerógamas acuáticas, reduciendo seriamente la capacidad recreativa de los lagos y riachuelos afectados.

Ambos ecosistemas, el terrestre y, particularmente, el acuático, están expuestos a un daño medioambiental generalizado a causa de la lluvia ácida. La lluvia ácida resulta de la interacción del dióxido de azufre y el óxido de nitrógeno (provenientes principalmente de la combustión de combustibles fósiles) con la humedad atmosférica, que forma ácidos sulfúrico y nítrico. Estos ácidos dan un alto grado de acidez a la lluvia. En zonas de los países escandinavos, en el Noroeste y Oeste medio superior de los Estados Unidos, y Sureste de Canadá, el pH del agua de la lluvia está normalmente entre 4,0 y 4,5 y a veces por debajo de 4,0. En cambio, el pH del agua de lluvia en equilibrio con el dióxido de carbono en una atmósfera no contaminada es de 5,6. La lluvia ácida puede tener efectos adversos en las plantas, la meteorización de rocas y minerales, la solubilidad de los metales potencialmente tóxicos al medio ambiente e incluso en la salud del hombre. Cientos de lagos de agua blanda en Escandinavia, Canadá y los Estados Unidos son propensos al daño. Estos lagos carecen de la capacidad amortiguadora que ofrecen los carbonatos y bicarbonatos presentes en los lagos de aguas duras. Los lagos de aguas blandas son comunes en grandes alturas como las montañas Adirondach al Noreste de los Estados Unidos y en otras vertientes donde suelos poco profundos cubren rocas ígneas. El aumento de la acidez que se está produciendo en estos lagos puede dañar seriamente la reproducción de los peces. (Ver también páginas 430 y 431.)

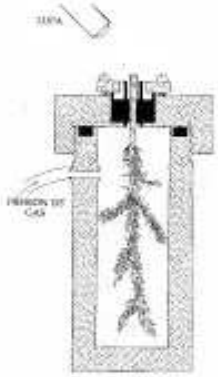
27-9
(a) *Un sencillo sistema físico demuestra la teoría de cohesión-adhesión-tensión. Un trozo de arcilla porosa se llena de agua y se une al extremo de un tubo*



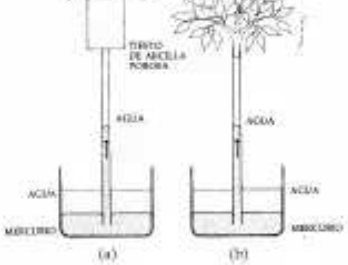


rior curvadas las columnas de agua aparece (cuando se observa con una lente de aumento) en la superficie cortada de la ramita. La magnitud de la presión necesaria para devolver el agua a la superficie cortada es igual a la magnitud de la tensión a la que estaba sometida el

largo y estrecho de vidrio que también se llena de agua. El tubo lleno de agua se pone con su extremo inferior por debajo de la superficie de un volumen de mercurio contenido en un vaso. El agua se evapora a través de los poros del tiesto y es reemplazada por agua que es "tirada" desde arriba de un extremo al otro del tubo como una columna continua. A medida que el agua sube, el mercurio es arrastrado hacia dentro del tubo para reemplazarla. (b) La transpiración de las hojas resulta en una pérdida suficiente de agua para crear una presión negativa similar. Consecuentemente, la teoría de la cohesión-adhesión-tensión se denomina a menudo la "teoría de transpiración-tirón."



27-10
Medición de la tensión del agua en el xilema. Se corta la rama en que el investigador quiere medir la tensión del xilema y se pone en una cámara de presión. Cuando se corta la rama, parte de la savia del xilema (que estaba sometida a tensión antes que la rama fuese cortada) retrocede dentro del xilema por debajo de la superficie cortada. Se incrementa la presión en la cámara hasta que la savia emerge del extremo cortado del tallo. Suponiendo que se necesita la misma presión para forzar la savia en cualquier dirección, la presión positiva requerida para forzar la savia hacia fuera es teóricamente igual a la tensión que existía en la rama antes de ser seccionada.

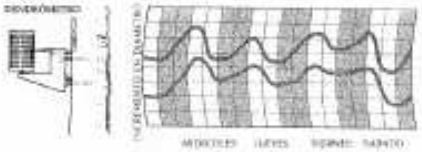


Esta teoría del movimiento del agua se conoce con el nombre de teoría de cohesión-tensión, porque depende de la cohesividad del agua que le permite resistir la tensión (Figura 27-9). No obstante, esta teoría podría también denominarse teoría de *cohesión-adhesión-tensión*, porque la adhesión de las moléculas de agua a las paredes de las traqueidas y vasos del xilema y a las paredes de las células de las hojas y de las raíces es tan importante como la cohesión y tensión para el ascenso del agua. Las paredes celulares a lo largo de las cuales se mueve el agua han evolucionado de manera que son superficies que atraen el agua de forma muy efectiva, aprovechando al máximo la adhesividad del agua y proporcionando así una situación en que la cohesividad se expresa fácilmente. Es más, el pequeño diámetro de los conductos del xilema –vasos y traqueidas– a través de los que se mueve el agua contribuye a la precisión del sistema.

No hay duda de que la resistencia a la tensión del agua es lo suficientemente grande como para evitar la separación de las moléculas de agua cuando están sometidas a la tensión necesaria para hacerlas subir por el xilema en árboles altos. Por ejemplo, se ha demostrado que una columna de agua en un tubo capilar fino es capaz de soportar una tensión de –264 bares; se calcula que la tensión necesaria para hacer subir el agua hasta la punta de una secuoya alta (*Sequoia sempervirens*) es de sólo unos –20 bares. Los valores calculados de la resistencia a la tensión del agua son muy altos: entre 1.300 y 1.500 bares y, posiblemente, ¡hasta 15.000 bares!

¿Cómo se puede demostrar la teoría de cohesión-adhesión-tensión? Una manera de comprobar directamente esta teoría es midiendo la tensión del agua en el xilema. Cuando se corta una ramita de un árbol que está transpirando, las columnas de agua en los vasos retroceden abruptamente por debajo de las superficies cortadas. Montando la ramita en una cámara de presión, como se muestra en la Figura 27-10, es posible aplicar presión a las hojas hasta que la superficie supe-

27-11
Un método para medir la velocidad del flujo de savia. Un pequeño elemento calentador insertado en el xilema calienta la savia ascendente por unos segundos. Un termopar situado por encima del elemento calentador registra la onda de calor que pasa. El investigador mide el tiempo entre estos dos sucesos. Como se muestra en la gráfica, por la mañana la savia empieza a incrementar su velocidad de flujo primero en las ramitas (curva superior) y después en el tronco (curva inferior). Al atardecer, la velocidad disminuye primero en las ramitas y después en el tronco.



27-12
Un dendrómetro (izquierda) registra las pequeñas fluctuaciones diarias en el diámetro del tronco de un árbol. Mediciones simultáneas a dos alturas diferentes indican, como se muestra en la gráfica, que por la mañana se da contracción en el tronco superior un poco antes de que se dé en el inferior. Estos datos sugieren que la transpiración de las hojas "arrastraron" agua del tronco antes que pueda ser reemplazada desde las raíces. Las bandas sombreadas quieren decir de noche.

agua antes de ser cortada la ramita. Los resultados obtenidos con este método son plenamente consistentes con las predicciones de la teoría de la cohesión-adhesión-tensión.

Un segundo conjunto de datos que concuerda con la teoría de cohesión-adhesión-tensión indica que el movimiento de agua empieza en la copa del árbol. Mediante un ingenioso método se midió la velocidad del flujo de savia en varias partes de un árbol. Este método utiliza un pequeño elemento calentador que calienta el contenido del xilema por unos segundos y un termopar muy sensible para detectar el momento en que la savia calentada del xilema pasa por un punto determinado (ver Figura 27-11). Como se muestra en la gráfica, por la mañana la savia empieza a fluir primero en las ramitas, ya que la tensión crece cerca de las hojas y más tarde en el tronco. Al atardecer, el flujo empieza a disminuir primero en las ramitas, ya que la pérdida de agua por las hojas disminuye, y más tarde en el tronco. Los árboles con vasos anchos (200 a 400 micras de diámetro) tenían velocidades máximas, al mediodía de 16 a 45 metros por hora (medidas a la altura del pecho), mientras que aquellos con vasos delgados (50-150 micrómetros de diámetro) tenían al mediodía unas velocidades máximas más lentas que variaban de 1 a 6 metros por hora.

Un tercer grupo de datos que apoya la teoría viene de los diminutos cambios en el diámetro del tronco del árbol (Figura 27-12). La contracción del tronco se debe a las presiones negativas en los conductos de agua del xilema. Las moléculas de agua que se adhieren a las paredes de los vasos tiran hacia dentro. Cuando empieza la transpiración por la mañana, primero se encoge la parte superior del tallo, ya que el agua es extraída del xilema antes que pueda ser reemplazada por las raíces; después se encogen las partes inferiores. Cuando el ritmo de transpiración disminuye la parte superior del tronco se expande antes que la parte inferior.

Note que la energía para la evaporación de las moléculas de agua –y por lo tanto para el movimiento del agua y los nutrientes inorgánicos a través del cuerpo de la planta– no la suministra la planta sino el sol. Note también que el movimiento es posible gracias a las extraordinarias propiedades de cohesión y adhesividad del agua a las que la planta está tan exquisitamente adaptada.

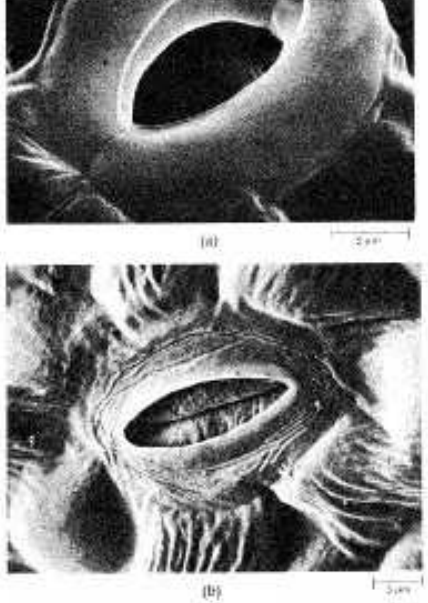
Regulación de la transpiración

A medida que el dióxido de carbono, que es absolutamente esencial para la fotosíntesis, entra en una hoja, se pierde vapor de agua a la atmósfera por transpiración, un fenómeno que puede ser extremadamente dañino para la planta. Estos dos procesos no son separables, al menos no por alguna solución evolutiva ideada hasta ahora por una planta. No obstante, existen un número de adaptaciones especiales que minimizan la pérdida de agua y mejoran la ganancia de dióxido de carbono.

Cutícula y estomas

Las hojas están recubiertas por una cutícula que hace que sus superficies sean muy impermeables al agua y al dióxido de carbono. Sólo una pequeña fracción del

27-14
Cambios cuantitativos en las concentraciones de potasio en todo el complejo estomático (células oclusivas y células accesorias) y en las células epidérmicas vecinas de la hoja de



27-13
Microfotografías electrónicas de barrido que muestran (a) estoma abierto en la epidermis de la hoja de un pepino (Cucumis sativus), *(b) estoma cerrado en la epidermis de una hoja de perejil* (Apium petroselinum). *Los estomas conducen a un panal de espacios aeríferos que rodean las células mesofílicas fotosintéticas de pared delgada en la hoja. Los espacios aeríferos están saturados de vapor de agua que se ha evaporado de las superficies de las células mesofílicas.*

agua que transpiran las plantas se pierde a través de esta cubierta protectora, y otra pequeña parte se pierde a través de las lenticelas de la corteza. Con mucho, la mayor cantidad de agua transpirada por una planta vascular se pierde a través de los estomas (Figura 27-13). La transpiración estomática implica dos pasos: (1) evaporación del agua de las superficies de las paredes celulares que bordean los espacios intercelulares, o espacios aeríferos, de la hoja; y (2) difusión del vapor de agua desde los espacios intercelulares hasta la atmósfera a través de los estomas (ver Figura 27-18).

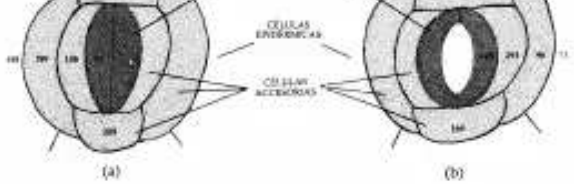
Los estomas son pequeñas aberturas de la epidermis, rodeadas por dos células oclusivas que pueden cambiar su forma para efectuar la apertura y cierre de los poros. Los estomas también se encuentran en los tallos jóvenes, pero son mucho más abundantes en las hojas. El número de estomas puede ser muy grande; por ejemplo, en las hojas de tabaco hay aproximadamente 12.000 estomas por centímetro cuadrado. Los estomas conducen a un panal de espacios aeríferos dentro de la hoja que rodean las células de pared delgada del mesofilo. El aire en estos espacios –que constituye del 15 al 40 por ciento del volumen total de la hoja– está saturado con vapor de agua que se ha evaporado de las superficies húmedas de las células del mesofilo. A pesar de que las aberturas estomáticas ocupan sólo alrededor de 1 por ciento del total de la superficie de la hoja, más del 90 por ciento del agua transpirada por la planta se pierde a través de los estomas. El resto se pierde a través de la cuticula.

El cierre de los estomas no sólo previene la pérdida de vapor de agua de la hoja sino que además, como hemos dicho, previene también la entrada de CO_2. No obstante, la planta produce una cierta cantidad de CO_2 durante la respiración, y mientras haya luz disponible, este CO_2 se puede utilizar para mantener un nivel muy bajo de fotosíntesis incluso cuando los estomas están cerrados.

El mecanismo de los movimientos estomáticos

Los movimientos estomáticos resultan de los cambios en la presión de turgencia de las células oclusivas. La apertura se produce cuando los solutos se acumulan activamente en las células oclusivas. La acumulación de solutos provoca un movimiento de agua hacia las células oclusivas y un aumento progresivo de la presión de turgencia que excede a la que existe en las células epidérmicas de los alrededores. El cierre de los estomas se debe al proceso inverso: con un descenso en los solutos de las células oclusivas, el agua sale de éstas y la presión de turgencia disminuye. Así, la turgencia se mantiene o se pierde debido al movimiento pasivo osmótico del agua hacia dentro o fuera de las células a lo largo de un gradiente de potencial hídrico.

El principal soluto responsable de estos gradientes de potencial hídrico es el ion potasio (K^+). Dicho ion se ha encontrado en las células oclusivas de estomas

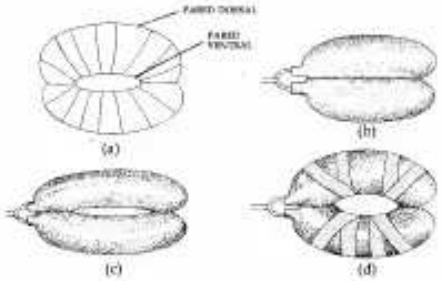


Commelina communis. Las células oclusivas de la hoja de Commelina *están asociadas a seis células accesorias, cuatro laterales y dos terminales. (a) Concentraciones vacuolares de potasio en las diferentes células cuando los estomas estaban cerrados. (b) Concentraciones vacuolares de potasio en las diferentes células cuando los estomas estaban abiertos. Se utilizaron microelectrodos sensibles al potasio para determinar el contenido de éste en las células individuales.*

abiertos de más de 50 especies, que incluyen a las plantas CAM cuyos estomas se abren por la noche. Las técnicas para estimar las concentraciones de potasio en una sola célula oclusiva muestran que éstas aumentan cuando el estoma se abre y descienden cuando se cierra. Las células circundantes suministran la reserva necesaria de iones potasio. El gradiente de potasio entre las células oclusivas y las células accesorias cambia significativamente y viene acompañado por el flujo osmótico de agua y los cambios de turgencia resultantes (Figura 27-14).

Con el K^+ cargado positivamente transportado en tan grandes cantidades, se necesitan iones cargados negativamente (aniones) para contrarrestar la carga. Dos aniones en particular han sido implicados en este aspecto: el cloro y el malato.

La estructura de las células oclusivas tiene un papel crucial en los movimientos estomáticos. Durante la expansión de las células oclusivas apareadas, dos características físicas hacen que ellas se doblen y, así, se abra el poro. Una de ellas es la orientación radial de las microfibrilas de celulosa en las paredes de las células oclusivas (Figura 27-15a). Esta *micelación radial* les permite alargarse pero les impide la expansión lateral. La segunda característica se encuentra en los extremos de las células oclusivas, por donde están unidas. Esta pared común permanece casi constante en longitud durante la apertura y cierre del estoma. Consecuentemente, un incremento en la presión de turgencia hace que las paredes exteriores (dorsales) de las células oclusivas se muevan hacia fuera en relación a sus paredes comunes. Mientras esto ocurre, la micelación radial transmite este movimiento a la pared que rodea al poro (la pared ventral) y éste se abre. Las figuras 27-15b a d representan los resultados de algunos experimentos con globos que se han utilizado para demostrar el papel de la micelación radial en el movimiento estomático.



27-15
(a) Diagrama de un par de células oclusivas. Las líneas radiales indican la disposición radial de las microfibrillas de celulosa en las paredes de las células oclusivas. (b)–(d) Diagramas de los modelos (globos) utilizados para estudiar el efecto de la micelación radial en la apertura de los estomas. (b) Dos globos parcialmente inflados que fueron pegados cerca de sus extremos. (c) Los mismos globos a una mayor presión. Ahora es visible una estrecha hendidura. (d) Un par de globos inflados después de que se les añadiera cinta adhesiva para simular la micelación radial. La abertura es mucho mayor que en (c).

Factores que afectan los movimientos estomáticos

Un buen número de factores ambientales afectan la apertura y cierre de los estomas, siendo la *pérdida de agua* el de mayor influencia. Cuando la turgencia de una hoja cae por debajo de un punto crítico que varía

carbono intercelular, que de hecho, puede ser, la causa del cierre estomático en respuesta al calor. Muchas plantas de climas cálidos cierran sus estomas regularmente al mediodía, aparentemente debido al efecto de la temperatura sobre la acumulación de dióxido de

transpiración enfriando la hoja, pero una brisa seca incrementará mucho la evaporación. Las hojas de las plantas que crecen en áreas de mucho viento, son a menudo peludas; se cree que estos pelos mantienen la

(*Brassica napus* var. *napobrassica*) contenían 10.000 veces más potasio que la solución externa.

Dado que las sustancias no se difunden contra un

según las diferentes especies, la apertura estomática se hace menor. El efecto de la pérdida de agua anula los otros factores que afectan al estoma, pero se pueden dar cambios estomáticos independientemente de la ganancia o pérdida total de agua por la planta. El ejemplo más llamativo se encuentra en las muchas especies en que los estomas se abren regularmente por la mañana y se cierran al atardecer, aún cuando no haya cambios en el agua disponible para la planta.

Durante periodos de escasez de agua en muchas plantas hay un marcado incremento del nivel de ácido abscísico (ABA). Cuando las hojas se "alimentan" o se les aplica ABA se da un cierre estomático en pocos minutos; más aún, el efecto del ABA en el movimiento estomático es fácilmente reversible. La evidencia experimental sugiere que la pérdida de soluto (K^+) de las células oclusivas empieza cuando el ABA de origen mesofílico llega a los estomas, comunicándoles que las células mesofílicas están sufriendo escasez de agua. Aún se desconoce cómo el ABA actúa sobre las células oclusivas.

Otros factores ambientales que afectan al movimiento estomático incluyen la *concentración de dióxido de carbono, luz y temperatura*. En la mayoría de las especies, un incremento en la concentración de dióxido de carbono produce el cierre de los estomas. La magnitud de esta respuesta al CO_2 varía mucho según la especie y con el grado de escasez de agua que una planta dada ha sufrido o está sufriendo. En el maíz (*Zea mays*) los estomas pueden responder a cambios en el CO_2 en cuestión de segundos. Se ha demostrado que el lugar donde se detecta el nivel de CO_2 está en las células oclusivas.

En la mayoría de las especies, los estomas se abren con la luz y se cierran en la oscuridad. Esto se puede explicar en parte por la utilización fotosintética del CO_2, que causa una reducción en el nivel de CO_2 en la hoja. La luz puede, no obstante, tener un efecto más directo en los estomas. Se sabe desde hace tiempo que la luz azul estimula la apertura estomática independientemente del CO_2. Por ejemplo, los protoplastos de una célula oclusiva de cebolla (*Allium cepa*) se hinchan en presencia de K^+ al ser iluminadas con luz azul. El pigmento absorbente del azul (una flavina o una flavoproteína situada en el tonoplasto y posiblemente en la membrana citoplasmática) estimula la absorción de K^+ por las células oclusivas.

Dentro de los intervalos normales (de 10 a 25 °C), los cambios de temperatura tienen poco efecto en el comportamiento de los estomas, pero temperaturas de más de 30 a 35 °C pueden provocar un cierre estomático. Sin embargo, esto se puede evitar manteniendo la planta en aire que carezca totalmente de dióxido de carbono, lo que sugiere que los cambios de temperatura funcionan principalmente afectando la concentración de dióxido de carbono en la hoja. Un aumento de temperatura provoca una mayor respiración y un incremento concomitante en la concentración de dióxido de carbono y debido a la deshidratación de las hojas cuando la pérdida de agua por transpiración excede la toma de agua por absorción.

Los estomas no responden solamente a factores ambientales sino que también muestran ritmos diarios de apertura y cierre que parecen ser controlados desde dentro de la planta; esto es, también muestran ritmos circadianos (ver página 496).

Si bien los estomas de la mayoría de las plantas están abiertos durante el día y cerrados por la noche, esto no ocurre en todas las plantas. Una amplia variedad de plantas crasas o suculentas –que incluye cactos, la piña (*Ananas comosus*) y miembros de la familia Crasuláceas entre otros– abren sus estomas por la noche, cuando las condiciones son menos favorables para la transpiración. El metabolismo ácido de las Crasuláceas (CAM) característico de estas plantas tiene una ruta para el flujo del carbono que no es sustancialmente diferente del de las plantas C_4, como se discutió en el capítulo 7. Por la noche, cuando sus estomas están abiertos, las plantas CAM toman dióxido de carbono y lo convierten en ácidos orgánicos. Durante el día, cuando sus estomas están cerrados, el dióxido de carbono es liberado de estos ácidos orgánicos para ser utilizado en la fotosíntesis.

Factores que afectan a la tasa de transpiración

A pesar de que la apertura y cierre de los estomas son los factores que más afectan a la tasa de transpiración, hay un número de otros factores en el ambiente y en la planta misma. Uno de los más importantes es la *temperatura*. La tasa de evaporación de agua se duplica por cada aumento de 10 °C en la temperatura. No obstante, dado que la evaporación enfría la superficie de la hoja, su temperatura no aumenta tan rápidamente como el aire circundante. Como se ha dicho anteriormente los estomas se cierran cuando la temperatura excede los 30 a 35 °C.

La *humedad* es también importante. El agua se pierde mucho más lentamente en aire saturado de vapor de agua. Las plantas que crecen en bosques umbríos, donde la humedad es generalmente alta, tienen hojas grandes y exhuberantes, porque su principal problema es la obtención de luz y no la pérdida de agua. En cambio, plantas de praderas u otras áreas expuestas tienen a menudo hojas estrechas, con una superficie foliar relativamente pequeña. Obtienen toda la luz que pueden utilizar pero están constantemente en peligro de una excesiva pérdida de agua.

Las *corrientes de aire* también afectan a la tasa de transpiración. En un día cálido una brisa enfría tu piel porque se lleva el vapor de agua que se ha acumulado cerca de la superficie de la piel y por tanto acelera el índice de evaporación del agua de tu cuerpo. Similarmente, el viento se lleva el vapor de agua de las superficies de las hojas. A veces, si el aire es muy húmedo, el viento puede de hecho disminuir la tasa de

superficie de la hoja de la acción del viento y así disminuyen la tasa de transpiración estabilizando la capa colindante de aire sobre la superficie de la hoja.

Recientemente se ha sugerido que la función principal de la sensibilidad de los estomas al CO_2 es para inducir el cierre parcial de los estomas a medida que la velocidad del viento aumenta. Mientras que el viento transporta el vapor de agua lejos de la superficie de la hoja, transporta también CO_2 hacia ella; así, si los estomas se cierran en respuesta a un incremento en la concentración de CO_2, se reduce la tasa de transpiración.

MOVIMIENTO DE NUTRIENTES INORGÁNICOS A TRAVÉS DEL CUERPO DE LA PLANTA

Absorción de nutrientes inorgánicos

La captación, o absorción, de iones inorgánicos tiene lugar a través de la epidermis de la raíz. La evidencia corriente sugiere que el principal camino que siguen los iones desde la epidermis a la endodermis de la raíz es simplástico. La absorción de iones por la ruta simplástica empieza en la membrana citoplasmática de las células epidérmicas. Los iones se mueven entonces de los protoplastos de las células epidérmicas a la primera capa de células corticales a través de los plasmodesmos de las paredes de las células epidérmicas-corticales (ver Figura 27-3). El movimiento radial de los iones continúa en el simplasma cortical –de protoplasto a protoplasto vía plasmodesmos– a través de la endodermis y penetran en las células del parénquima del cilindro vascular por difusión, posiblemente ayudados por corrientes citoplasmáticas dentro de las células individuales.

La forma en que los iones entran en los vasos (o traqueidas) del xilema desde las células del parénquima del cilindro vascular ha sido motivo de considerable debate. Se sugirió que los iones se filtran pasivamente de las células del parénquima a los vasos, pero ahora hay evidencia sustancial de que los iones son secretados a los vasos desde las células del parénquima por un transporte de membrana activo medido por portadores (ver página 64).

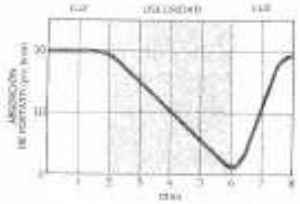
Absorción activa de soluto

La composición mineral de las células de la raíz es muy diferente de la del medio en que crece la planta. Por ejemplo, en un estudio se encontró que las células de raíz de guisante (*Pisum sativum*) tenía una concentración de iones potasio 75 veces mayor que la de la solución nutriente. Similarmente, en otro estudio se mostró que las vacuolas de las células del nabo sueco

gradiente de concentración, está claro que los minerales se absorben por *transporte activo*. El soporte a estas hipótesis viene de las observaciones que indican que la absorción de minerales es un proceso que necesita energía. Por ejemplo, si las raíces son privadas de oxígeno, o envenenadas de manera que la respiración se restringe, la absorción de minerales desciende drásticamente. También, si se priva a una planta de la luz, cesará la absorción de sales después del agotamiento de las reservas de hidratos de carbono y las liberará finalmente de nuevo la solución del suelo (Figura 27-16). Así pues, el transporte de iones desde el suelo a los vasos del xilema requiere dos procesos de transporte activo a través de membranas mediados por portadores: (1) en la membrana citoplasmática de las células epidérmicas durante la absorción y (2) en la membrana citoplasmática de las células del parénquima vascular durante la secreción a los vasos.

Potencial de membrana

El transporte activo de iones a través de la membrana citoplasmática puede dar lugar a una diferencia de carga eléctrica en las dos caras de la membrana. Cuando esto ocurre, una diferencia de voltaje, llamado *potencial de membrana*, se desarrolla a través de la membrana. El ion hidrógeno, H^+, es uno de los principales cationes implicados en la generación del potencial de membrana: con el bombeo de H^+ al exterior, se desarrolla un potencial negativo dentro de la célula. Una vez generado, el potencial de membrana puede tener un marcado efecto en nuevos movimientos iónicos. Por ejemplo, un potencial eléctrico interior negativo atraerá iones cargados positivamente como el K^+, pero repelerá iones cargados negativamente como el Cl^-.



27-16
La tasa de absorción de fosfato de las plantas de maíz (Zea mays) cayó a cerca de cero después de cuatro días de continua oscuridad. Empezó a crecer de nuevo cuando las plantas fueron iluminadas. Estos y otros datos indican que la absorción de sales en las plantas es un proceso que requiere energía.

Transporte de nutrientes inorgánicos

Una vez que los iones inorgánicos han sido segregados en los vasos del xilema, son rápidamente distribuidos

micronutrientes al follaje se ha convertido en una práctica agrícola habitual.

Cantidades sustanciales de los iones inorgánicos importados por las hojas a través del xilema son intercam-

TRANSLOCACIÓN: EL MOVIMIENTO DE SUSTANCIAS EN EL FLOEMA

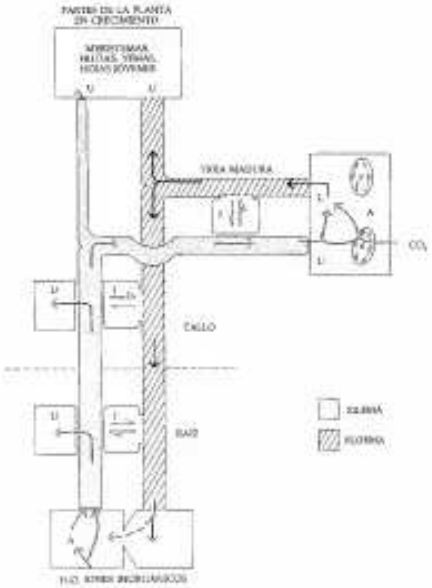
las plantas incapaces de satisfacer sus propias necesidades nutricionales pueden actuar como *sumideros*, esto es, pueden importar productos asimilables. Así, los tejidos de almacenamiento actúan como sumideros

hacia arriba y por toda la planta en la corriente de transpiración. Algunos iones se mueven lateralmente desde el xilema a los tejidos circundantes de los tallos y raíces, mientras que otros son transportados a las hojas (Figura 27-17).

Se conoce mucho menos de los caminos que siguen los iones en las hojas que en las raíces. Dentro de la hoja, los iones son transportados con el agua en el apoplasto de la hoja, esto es, en las paredes celulares. Algunos iones pueden permanecer en el agua transpirante y llegar a las regiones principales de pérdida de agua: los estomas y otras células epidérmicas. La mayoría finalmente entran en los protoplastos de las células de la hoja, probablemente por mecanismos de transporte mediado por portadores similares a aquellos manifestados en las raíces. Los iones pueden después moverse simplásticamente a otras partes de la hoja, incluyendo el floema. También se pueden absorber pequeñas cantidades de iones inorgánicos a través de las hojas; consecuentemente, la fertilización de algunas plantas de cultivo que implica la aplicación directa de

biados con el floema de los nervios de la hoja y exportados, junto con sacarosa, en la corriente de asimilables (Figura 27-17; ver también la discusión sobre translocación que sigue). Por ejemplo, en el altramuz anual (*Lupinus albus*), el transporte en el floema representó más del 80 por ciento del consumo vascular del fruto de nitrógeno y azufre y del 70 al 80 por ciento de su fósforo, potasio, magnesio y zinc. La absorción de estos iones inorgánicos en el desarrollo de frutos está indudablemente unido al flujo de sacarosa en el floema.

A medida que los nutrientes se dirigen hacia las raíces a través de la corriente descendente de asimilables, estos pueden reciclarse; es decir, pueden ser transferidos a la corriente ascendente de transpiración del xilema (Figura 27-17). Sólo aquellos iones que pueden moverse en el floema, y que se dice que son *floema-móviles*, se pueden exportar en cantidades significativas desde las hojas. Por ejemplo, los iones K^+, Cl^- y $H_2PO^4_4$ son fácilmente exportados desde las hojas, en cambio el Ca^{2+} no. De los solutos como el calcio se dice que son *floema-inmóviles*.

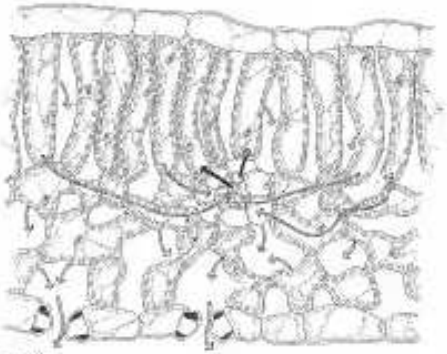


27-17
Diagrama que muestra los elementos básicos en la circulación de agua, iones inorgánicos, y asimilables en la planta. El agua y los iones inorgánicos que absorbe la raíz se mueven hacia arriba por el xilema en la corriente de transpiración. Parte se mueve lateralmente hacia los tejidos de la raíz y del tallo, mientras que otros son transportados a partes de la planta en crecimiento y hojas maduras. En las hojas, cantidades sustanciales de agua y iones inorgánicos son transferidos al floema y son exportados con sacarosa en la corriente de asimilación. Las partes de la planta en crecimiento, que son relativamente ineficiosas capturando agua a través de la transpiración, reciben muchos de sus nutrientes y agua vía el floema. El agua y los solutos que entran en las raíces en el floema se pueden transferir al xilema y ser recirculados en la corriente de transpiración. El símbolo A designa sitios especializados para la absorción y asimilación de materias primas del entorno. L y U designan sitios de carga y descarga, respectivamente, e I, puntos principales de intercambio entre el xilema y el floema.

Como se discutió en los capítulos 20 a 22, el xilema y el floema juntos forman un sistema vascular continuo que penetra prácticamente en todas las partes de la planta. Así como el agua y los solutos inorgánicos ascienden a través del xilema, o corriente de transpiración, los azúcares manufacturados durante la fotosíntesis salen de la hoja a través del floema, o *corriente de asimilables* (Figura 27-18) hacia lugares donde se utilizan, como el vástago en crecimiento y la caliptra de la raíz, y a lugares de almacenamiento como frutos, semillas y el parénquima de almacenamiento de tallos y raíces (ver Figura 27-17).

Del movimiento de los asimilables se dice que sigue un modelo de fuente-a-sumidero. Las principales *fuentes* de solutos asimilables son las hojas fotosintetizantes, pero los tejidos de almacenamiento pueden servir también como importantes fuentes. Todas las partes de

Las relaciones fuente-sumidero pueden ser relativamente simples y directas, como en las plántulas jóvenes, donde los cotiledones que contienen alimento de reserva representan a menudo la fuente principal, y las raíces en crecimiento representan el sumidero principal. En las plantas más viejas, la mayoría de las hojas maduras superiores recién formadas exportan comúnmente productos asimilables principalmente hacia el ápice del vástago; las hojas de más abajo los exportan principalmente a las raíces; y las del medio exportan en ambas direcciones (Figura 27-19a). Este modelo de distribución de los productos asimilables se ve marcadamente alterado durante el cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo. Los frutos en desarrollo son sumideros competentes que monopolizan los productos de las hojas más próximas y, frecuentemente, los de las más alejadas también, causando a menudo un de-



27-18
Diagrama de la hoja que muestra los caminos seguidos por las moléculas de agua de la corriente de transpiración a medida que se mueven desde el xilema de un vaso menor hacia las células mesofílicas, se evaporan de las superficies de las paredes de las células mesofílicas, y se difunden después fuera de la hoja a través de un estoma abierto (líneas coloreadas).
También se muestran los caminos seguidos por las moléculas de azúcar manufacturadas durante la fotosíntesis a medida que se mueven desde las células mesofílicas al floema del mismo vaso y entran en la corriente de asimilación. Se cree que las moléculas de azúcar manufacturadas en el parénquima en empalizada se dirigen al parénquima esponjoso y después lateralmente al floema a través de las células esponjosas (líneas grises).

27-19
Diagramas de una planta en (a) el estado vegetativo y (b) el estado fructífero. Las flechas indican la dirección del transporte de asimilables en cada estado.

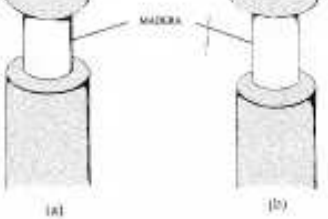
clive o cese virtual del crecimiento vegetativo (Figura 27-19b).

Evidencias del transporte de azúcar en el floema

MARCADORES RADIACTIVOS Y AUTORRADIOGRAFÍA EN LA INVESTIGACIÓN DE LAS PLANTAS

Las primeras evidencias que apoyan el papel del floema en el transporte de productos asimilables vino de las observaciones de árboles a los que se les había quitado un anillo completo de corteza. Como se dijo en el capítulo 23, la corteza de los tallos más viejos está compuesta principalmente de floema y no contiene xilema. Cuando a un árbol que está fotosintetizando se le quita una tira de corteza o se le hace una incisión circular alrededor de él, la corteza por encima de la manipulación se hincha, indicando la acumulación de productos que se mueven hacia abajo por el floema desde las hojas fotosintetizantes (Figura 27-20).

Una evidencia mucho más convincente del papel del floema en el transporte de asimilables se obtuvo con marcadores radiactivos. Antes de que dichos marcadores fueran disponibles, era necesario efectuar un corte en la planta intacta para la introducción de colorantes y otras sustancias para intentar estudiar ciertos fenómenos de transporte. No obstante, cuando las altas presiones de turgencia (hidrostáticas) de los tubos cribosos son liberadas al tiempo que éstos son cortados, sus contenidos se agolpan hacia la superficie cortada, alterando considerablemente el sistema. Como se discutió en el capítulo 20, este fenómeno es el responsable de la formación de tapones mucilaginosos (proteína P) en los elementos cribosos dañados. Con la utilización de marcadores radiactivos, es posible experimentar ahora con plantas enteras y obtener así una comprensión bastante clara de los fenómenos normales de transporte. Los resultados de experimentos con asimilables radiactivos (como sacarosa marcada con ^{14}C) confirmaron el movimiento de dichas sustancias en el floema. Más recientemente, dichos estudios han demostrado concluyentemente que los azúcares son transportados en los tubos cribosos del floema (ver "marcadores radiactivos y autorradiografía en la investigación de las plantas").



27-20
Ya en el siglo XVII, Marcello Malpighi de Italia notó que, cuando de un tallo se extraía un trozo de corteza en forma de anillo (a), los tejidos por encima del corte se abultaban (b). Interpretó correctamente este fenómeno como un crecimiento nuevo de madera y tejidos de la corteza estimulado por una acumulación de alimento que se desplazaba hacia abajo desde las hojas y quedaba interceptado en el anillo. Malpighi estudió el efecto del anillamiento en diferentes períodos del año y encontró que no se producía abultamiento durante los meses de invierno.

Los áfidos (pulgones) en la investigación del floema

Mucha información interesante del movimiento de sustancias en el floema proviene de estudios realizados con áfidos: pequeños insectos que chupan los jugos de las plantas. La mayoría de las especies de áfidos se alimentan del floema. Cuando estos áfidos insertan sus piezas bucales modificadas, o estiletes, dentro del tallo u hoja, los extienden hasta que sus puntas perforan un tubo criboso de conducción (Figura 27-21). La presión de turgencia de los tubos cribosos fuerza entonces la savia del tubo criboso a pasar a través del aparato digestivo del áfido y a salir al exterior por su extremo posterior en forma de gotitas azucaradas. Si los áfidos que se alimentan son anestesiados y separados de sus estiletes, suele continuar la exudación durante muchas horas. La exudación de los tubos cribosos se puede recolectar de los extremos cortados de los estiletes con una micropipeta. Los análisis de exudaciones obtenidas de esta manera revelan que la savia de los tubos cribosos contiene de un 10 a un 25 por ciento de materia seca que en la mayoría de las plantas el 90 % de ella es azúcar, principalmente sacarosa. Bajas concentraciones (menos del 1 por ciento) de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas están también presentes.

Los datos obtenidos de estudios que utilizan áfidos y marcadores radiactivos indican que en el floema las velocidades del movimiento longitudinal de los productos son particularmente rápidas. Por ejemplo, en una serie de experimentos que utilizaron estiletes de áfido cortados, se estimó que la savia de los tubos cribosos se estaba moviendo a una velocidad de más o menos 100 centímetros por hora en las zonas de la punta de los estiletes.

El mecanismo del transporte del floema: flujo de presión

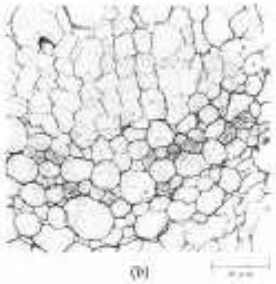
A lo largo de los años se han propuesto diferentes mecanismos para explicar el transporte de productos asimilables en los tubos cribosos del floema. Probablemente el primero fue el de difusión, seguido del de corriente citoplasmática. La difusión y la corriente citoplasmática normales del tipo que se encuentra en las células de las plantas superiores fueron en gran parte abandonados como posibles mecanismos de translocación cuando se supo que las velocidades del transporte de asimilables (típicamente 50 a 100 centímetros por hora) eran demasiado altas para que cualquiera de

Los marcadores radiactivos se pueden utilizar de varias maneras para estudiar la síntesis, el transporte y el uso de materiales en la planta. Inicialmente, en cualquier estudio de seguimiento, el isótopo radiactivo debe ser incorporado en la planta. Por ejemplo, una planta absorberá carbono radiactivo si sus hojas se exponen a dióxido de carbono que contenga ^{14}C, o fósforo radiactivo si sus raíces se exponen a una solución que contenga iones de ^{32}P.

El tiempo que la planta debe estar expuesta al material radiactivo depende de la información que los investigadores esperan obtener. Por ejemplo, en los estudios diseñados para determinar el tiempo necesario para que el dióxido de carbono sea incorporado a los distintos productos de la fotosíntesis, se utiliza una serie de tiempos de exposición. En los estudios enfocados a localizar un producto particular formado por los procesos metabólicos que implican la sustancia radiactiva, el tiempo de exposición dependería del tiempo necesario para que ocurran las reacciones químicas en estudio.

En la autorradiografía de una planta entera, después de haber estado expuesta a la sustancia radiactiva, la planta se congela rápidamente y se liofiliza, y luego se aplasta y se prensa contra una película de rayos X. La radiación que libera el isótopo impresiona la película en los sitios adyacentes a las porciones de la planta en que el marcador está localizado. Comparando la planta aplastada con la película revelada, los investigadores pueden determinar la localización de la sustancia radiactiva en la planta.

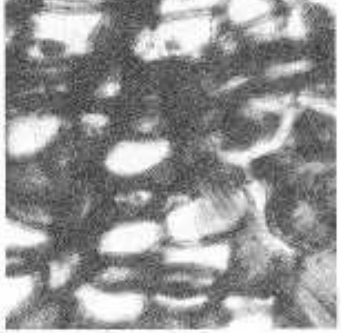
En la autorradiografía de tejidos (microautorradiografía), los tejidos liofilizados de la planta se embeben en parafina, resina u otro material similar. Después, se cortan en secciones muy delgadas y se montan en portaobjetos. Entonces las secciones de tejido se ponen en contacto con una emulsión fotográfica o película. La radiación del isótopo impresiona la película en contacto con las porciones de la sección de tejido que contiene el material radiactivo. Después de un apropiado intervalo de tiempo, la película se revela. La comparación, con un microscopio, de la película revelada y de la sección de tejido subyacente indica la localización exacta de la sustancia radiactiva en los tejidos de la planta.



(a) *Dos hojitas de una planta de haba (Vicia faba) se encerraron en un recipiente de Plexiglas en el que se generaba $^{14}CO_2$ y se expusieron a dióxido de carbono radiactivo y luz por espacio de 35 minutos. Durante este tiempo, el $^{14}CO_2$ se incorporó a los azúcares, que eran después transportados a otras partes de la planta. Una sección transversal (b) y una sección longitudinal (c) del tallo se pusieron en contacto con película autorradiográfica durante 32 días. Cuando la película se reveló y se comparó con las secciones de tejido subyacente, era evidente que la radiactividad (visible como pequeños granos oscuros en la película) estaba confinada casi toda en los tubos cribosos.*

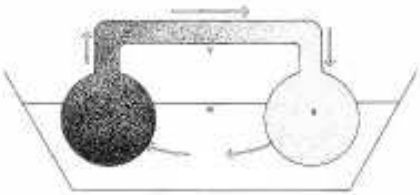
27-23
Diagrama del mecanismo de flujo de presión generado osmóticamente. Los círculos representan moléculas de azúcar. El azúcar de carrado

(a)



(b)

27-21
(a) Áfido (Longistigma caryae) alimentándose sobre un tallo de tilo (Tilia americana). Una gotita de líquido azucarado se puede ver emergiendo del áfido. (b) Una microfotografía que muestra parte de las piezas bucales modificadas (estiletes) del áfido en un tubo cribroso del floema secundario del tallo de tilo.



27-22
El modelo de Münch del mecanismo básico del flujo de presión. A y B son células osmóticas. A contiene una concentración más alta de sacarosa que B. V es un tubo de vidrio que conecta las dos células, y W es una cubeta que contiene agua. El agua entra en A por ósmosis, incrementando así la presión de turgencia y empujando la solución de azúcar al recipiente B.

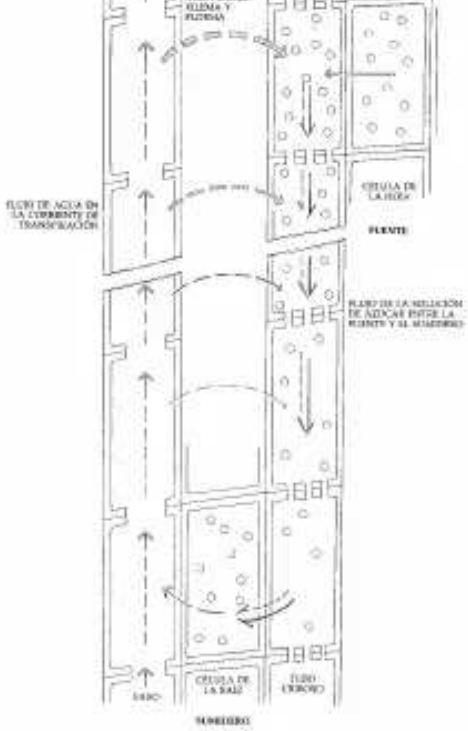
estos fenómenos justificara el transporte a grandes distancias vía los tubos cribosos.

Se han propuesto hipótesis alternativas para explicar el mecanismo de transporte en el floema, pero sólo una, la hipótesis de flujo de presión, justifica satisfactoria y prácticamente todos los datos obtenidos en estudios experimentales y estructurales del floema. Todas las otras hipótesis tienen serias deficiencias.

Propuesta originalmente en 1927 por el fisiólogo vegetal alemán Ernst Münch, y modificada desde entonces, la hipótesis de flujo de presión es claramente la más sencilla y, hoy en día, la explicación más extendida y aceptada del transporte de asimilables a grandes distancias a través de los tubos cribosos. Es la explicación más sencilla porque sólo depende de la ósmosis como fuerza que impulsa el transporte de asimilables.

Dicho en pocas palabras, la *hipótesis de flujo de presión* afirma que los asimilables son transportados de fuente a sumidero a lo largo de un gradiente de presión de turgencia desarrollado osmóticamente. El principio fundamental de esta hipótesis se puede ilustrar con un sencillo modelo físico que consiste en ampollas, o células osmóticas, permeables sólo al agua y conectadas por tubos de vidrio (Figura 27-22). Inicialmente, la primera ampolla (A) contiene una solución de azúcar más concentrada que la de la segunda ampolla (B). Cuando estas ampollas interconectadas se meten en el agua, ésta entrará en la primera ampolla por ósmosis, incrementando así su presión de turgencia. Esta presión se transmitirá a través del tubo a la segunda ampolla, haciendo que la solución de azúcar se mueva en volumen, o en masa, hacia la segunda ampolla, haciendo salir el agua de ésta. Si la segunda ampolla está conectada con una tercera que contiene una concentración de sacarosa menor que la de la segunda, la solución fluirá de la segunda a la tercera por el mismo proceso, y así indefinidamente siguiendo el gradiente de presión turgente.

activamente al tubo cribroso en la fuente. Con la mayor concentración de azúcar, el potencial hídrico decrece y el agua del xilema entra al tubo cribroso por ósmosis. El azúcar es extraído (descargado) en el sumidero, y la concentración de azúcar disminuye; el resultado de esto es que el potencial hídrico aumenta, y el agua abandona el tubo cribroso. Con el movimiento del agua hacia dentro del tubo cribroso en la fuente y hacia fuera de él en el sumidero, las moléculas de azúcar son transportadas pasivamente a lo largo del gradiente de concentración y el gradiente de presión hidrostática entre la fuente y el sumidero. Nótese que, a diferencia del modelo de Münch dibujado en la Figura 27-22, el tubo cribroso entre la fuente y el sumidero está limitado por una membrana semipermeable, la membrana citoplasmática. En consecuencia, el agua no entra y abandona el tubo cribroso solamente en la fuente y el sumidero, sino a lo largo de todo el recorrido. Se puede demostrar que pocas o ninguna de las moléculas de agua originales que entran en el tubo cribroso en la fuente acaban en el sumidero, ya que son intercambiadas con otras moléculas de agua que entran en el tubo cribroso desde el apoplasto del floema a lo largo del camino.



En la planta, la sacarosa producida por la fotosíntesis en una hoja es secretada activamente a los tubos cribosos menores (Figura 27-23). Este proceso activo, llamado *carga de floema*, disminuye el potencial hídrico en el tubo cribroso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente de transpiración penetre en el tubo cribroso por ósmosis. Con el movimiento de agua al tubo cribroso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua a un sumidero, como una raíz de almacenamiento, donde la sacarosa es extraída (descargada) del tubo cribroso. La extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo cribroso del sumidero y el movimiento subsiguiente del agua fuera de él en ese lugar. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada en el sumidero, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

Nótese que la hipótesis de flujo de presión asigna a los tubos cribosos un papel *pasivo* en el movimiento de la solución de azúcar a través de ellos. El transporte activo está también implicado en el mecanismo de flujo de presión; no obstante, no está directamente relacionado con el transporte a grandes distancias a través de los tubos cribosos, sino más bien con la carga y posible descarga de azúcares y otras sustancias dentro y fuera de los tubos cribosos en las fuentes y sumideros. Una evidencia considerable indica que la fuerza que impulsa la acumulación de sacarosa (carga del floema) en la fuente es suministrada por una bomba de protones activada por ATP y mediada por ATPasa en la membrana citoplasmática, que implica un sistema de cotransporte sacarosa-protón ("simporte") (ver página 64). La energía metabólica necesaria para la carga y descarga es consumida por las células acompañantes

28-2
Las islas Galápagos son un pequeño grupo de islas volcánicas a unos 850 kilómetros de la costa del Ecuador. Desde que iniciaron su existencia (hace un poco menos de un millón de años), han sido colonizadas de tiempo en

EL COMPORTAMIENTO DE LOS GENES EN LAS POBLACIONES

neamente presentados en 1908 por G.H. Hardy, matemático inglés, y G. Weinberg, médico alemán.

La *ley de Hardy-Weinberg*, como ahora se conoce, enuncia que, en una gran población

tiempo por plantas y animales viajeros occidentalmente arrastrados por el viento o el agua desde el continente. Algunos de aquellos organismos han conseguido sobrevivir, reproducirse, y adaptarse a estas islas desiertas.

como las tortugas gigantes. Los marinos que capturaban estas tortugas y las llevaban a bordo como fuente de carne fresca en sus viajes por mar eran capaces de decir de qué isla era cada una de ellas simplemente por su aspecto. Si las tortugas de las Galápagos fueron creadas especialmente, ¿por qué no eran todas iguales?

Darwin empezó a preguntarse si todas las tortugas y otros extraños animales y plantas de las Galápagos no podían haber derivado en diferentes épocas a partir de organismos existentes en el continente sudamericano. Una vez que hubieron alcanzado este archipiélago, pudieron extenderse lentamente de isla en isla, cambiando poco a poco en respuesta a condiciones locales y transformándose finalmente en razas distintas que podían ser fácilmente diferenciables para los ojos humanos.

En 1838, después de volver de su histórico viaje, Darwin leyó un libro titulado *Ensayo sobre los principios de la población*, de Thomas Malthus, un pastor anglicano. Publicado en 1798, once años antes del nacimiento de Darwin, el libro divulgó un primer aviso sobre el explosivo crecimiento de la población humana. Darwin vio que el razonamiento de Malthus era teóricamente correcto, no tan sólo para la población humana sino también para todas las otras poblaciones de organismos. Por ejemplo, un simple par de elefantes adultos –que poseen la tasa de reproducción más baja de todos los animales– podrían originar una población de 19 millones de individuos en 750 años, si toda su descendencia pudiera sobrevivir lo suficiente para reproducirse. A pesar de ello, el número de elefantes en la Tierra se mantenía relativamente constante; donde había dos individuos hace 750 años, seguía habiendo, en general, solamente dos individuos en la actualidad. Pero, ¿qué determina cuáles dos elefantes, de entre los 19 millones posibles, son los descendientes supervivientes?

Darwin denominó al proceso por el cual tales supervivientes eran los escogidos *selección natural*. El utilizó esta expresión en contraposición al proceso de *selección artificial*, por el cual los criadores de animales y plantas domesticados cambiaban deliberadamente las características de las cepas o razas que a ellos les interesaban. Los criadores lo hacían permitiendo sobrevivir tan sólo a aquellos individuos con las características deseadas para la cría. Darwin reconoció que los organismos salvajes también son variables. Algunos individuos tienen características que les permiten producir más descendencia que otros en condiciones naturales; si esto es así, dentro de la población sus características serán más comunes que las de los individuos que producen menos descendencia. En un largo plazo, esta tendencia puede producir cambios lentos pero estables en las frecuencias de las diferentes características en las poblaciones.

En la selección artificial, los criadores pueden concentrar sus esfuerzos en una o pocas características de su interés, como el tamaño de la fruta. En la selección natural, sin embargo, el organismo completo debe ser "apto" dentro del medio ambiente en que vive. Tal proceso podía razonablemente requerir un largo período de tiempo, y no es una coincidencia que los escritos del geólogo Charles Lyell, quien postulaba que la Tierra era mucho más vieja de lo que previamente se pensaba, tuvieran una profunda influencia en Darwin. Darwin necesitaba esa concepción de la Tierra como el escenario en donde se pudiera contemplar el desarrollo de la diversidad de los seres vivos. La cantidad y diversidad de tipos de fósiles que eran descubiertos, los cuales eran más y más distintos respecto de los organismos vivos cuanto más viejos eran, también ofrecía una importante evidencia para el desarrollo de la teoría de la evolución. El proceso de selección natural pronto fue aceptado por los científicos como la base para la explicación de la evolución del mundo viviente.

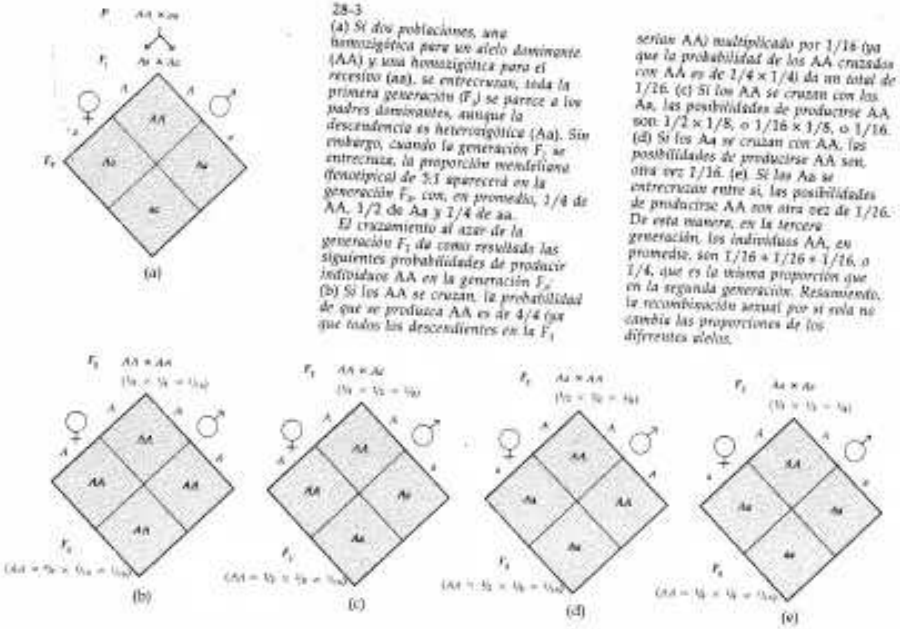
La ley de Hardy-Weinberg

En el siglo diecinueve, cuando la mayoría de los biólogos creían en algún tipo de mezcla hereditaria (en la que las características parentales eran presumiblemente mezcladas todas juntas en la descendencia), era difícil comprender por qué algunas raras características no se diluían sencillamente hasta desaparecer. Darwin fue incapaz de resolver este problema ya que por aquel entonces poco se sabía acerca de los mecanismos de la herencia.

Después del redescubrimiento del trabajo de Mendel, discutido en el capítulo 9, la pregunta reapareció, pero formulada en términos más modernos: ¿Por qué los alelos dominantes no expulsaban a los recesivos, con la consiguiente pérdida de variabilidad en la población en su conjunto? Esta cuestión es extremadamente importante ya que se refiere a la preservación de la diversidad genética que hace posible la evolución. Su respuesta, aunque no era inmediatamente obvia, preparaba la cercana comprensión de la naturaleza particulada del gen. Los cálculos adecuados fueron simultáneos al apareamiento al azar, y en ausencia de fuerzas que modifiquen la proporción de los alelos (discutidas más abajo), la proporción original de alelos dominantes respecto de los recesivos se conserva de generación en generación.

Por ejemplo, consideremos los alelos de un solo gen –llamémosle gen *A*. Imaginemos una población artificial, en la que la mitad de los individuos son homozigóticos *AA* y la otra mitad homozigóticos *aa*. La Figura 28-3 muestra que la proporción de individuos *AA* (o *aa*, o *Aa*) en la tercera (o cuarta o quinta) generación será, por término medio, la misma que en la segunda generación.

En los estudios de la genética de poblaciones los elementos de la ley Hardy-Weinberg usualmente se exponen en términos algebraicos, con las fracciones usadas en la Figura 28-3 expresadas en decimales. En el caso de un gen para el cual existen dos alelos en el *pool* genético, la frecuencia *(p)* del alelo dominante más la frecuencia *(q)* del alelo recesivo debe ser igual a la frecuencia del total: $p + q = 1$. (La frecuencia de un alelo es simplemente la proporción de ese alelo en



28-3
(a) Si dos poblaciones, una homozigótica para un alelo dominante (AA) y una homozigótica para el recesivo (aa), se entrecruzan, toda la primera generación (F_1) se parece a los padres dominantes, aunque la descendencia es heterozigótica (Aa). Sin embargo, cuando la generación F_1 se entrecruza, la proporción mendeliana (fenotípica) de 3:1 aparecerá en la generación F_2, con, en promedio, 1/4 de AA, 1/2 de Aa y 1/4 de aa.
El cruzamiento al azar de la generación F_1 da como resultado las siguientes probabilidades de producir individuos AA en la generación F_2. (b) Si los AA se cruzan, la probabilidad de que se produzca AA es de 4/4 (ya que todos los descendientes en la F_1 serán AA) multiplicado por 1/16 (ya que la probabilidad de los AA cruzados con AA es de 1/4 × 1/4) da un total de 1/16. (c) Si los AA se cruzan con los Aa, las posibilidades de producirse AA son: 1/2 × 1/8, o 1/16 × 1/8, o 1/16. (d) Si los Aa se cruzan con AA, las posibilidades de producirse AA son, otra vez 1/16. (e) Si los Aa se entrecruzan entre sí, las posibilidades de producirse AA son otra vez de 1/16. De esta manera, en la tercera generación, los individuos AA, en promedio, son 1/16 + 1/16 + 1/16, o 1/4, que es la misma proporción que en la segunda generación. Resumiendo, la recombinación sexual por sí sola no cambia las proporciones de los diferentes alelos.

un *pool* genético en relación a todos los alelos del mismo gen.) Esto es lo mismo que decir que, si hay sólo dos alelos, *A* y *a*, de un gen particular, y si la mitad (0,50) de los alelos en el *pool* genético son *A*, la otra mitad deben ser *a*. De forma similar, si el 99 por ciento

dejan más descendencia que otros. Como consecuencia, algunos alelos tenderán a ser más frecuentes que otros en una población. La selección es el principal factor que causa desviaciones al equilibrio de Hardy-Weinberg, y también es la causa primaria de los cam-

En el caso de un alelo recesivo pernicioso, incluso que cause la muerte de los individuos homozigóticos respecto de él, cuanto menor sea su frecuencia en la población, menos se verá afectado por la selección. Tales relaciones ocurren ya que la proporción de alelos

(o 0.99) son *A*, entonces el 1 por ciento (o 0,01) es *a*.

Entonces, ¿cómo se determinan las proporciones relativas de los individuos *AA*, *Aa* y *aa*? Estas proporciones pueden calcularse multiplicando la frecuencia de machos *A* por la de las hembras *A* [A^2]; machos *A* por hembras *a* [*Aa*]; machos *a* por hembras *A* [*Aa*]; y machos *a* por hembras *a*[a^2]. Estas multiplicaciones pueden expresarse en términos algebraicos como $p^2 + 2pq + q^2$. Esto equivale a, como se recordará del teorema binomial, $(p + q)^2$, y, si $p + q = 1$, entonces $(p + q)^2 = 1$. Esto es, si la mitad (0,50) del pool genético es *A* y la otra mitad es *a*, la proporción de *AA* será de 0,25, la proporción de *Aa* será de 0,50 y la proporción de *aa* será de 0,25, que es exactamente lo que dijo Mendel aunque en términos ligeramente distintos:

$$\begin{aligned} A^2 + 2Aa + a^2 &= (0{,}50)^2 + 2(0{,}50)(0{,}50) + (0{,}50)^2 \\ &= 0{,}25 + 2(0{,}25) + 0{,}25 \\ &= 0{,}25 + 0{,}50 + 0{,}25 \\ &= 1 \end{aligned}$$

¿Qué sucede en las generaciones siguientes? Como puede verse en la Figura 28-4, las frecuencias genotípicas permanecen constantes indefinidamente. De manera similar, las frecuencias génicas permanecen constantes como $p(A) = 0{,}5$ y $q(a) = 0{,}5$, esto es que la ley de Hardy-Weinberg puede ser vista como una predicción del estado del "equilibrio genético".

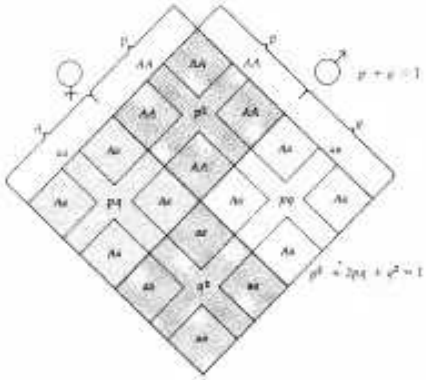
Sin embargo, sabemos que muchas poblaciones no existen en un estado de equilibrio ya que si fuera así, no habría evolución. Existen cuatro factores que producen desviaciones en el equilibrio de Hardy-Weinberg.

Tamaño de la población. La ley de Hardy-Weinberg sólo actúa cuando la población es grande. En las poblaciones pequeñas, la pérdida al azar de uno o más genotipos individuales, por un fracaso en la cría, por ejemplo, puede conducir a la eliminación de uno o más alelos de la población.

Migración. La emigración o inmigración de una población particular pueden causar distorsiones adicionales. Si los individuos que poseen unas características genéticas particulares salen de una población o entran a ella en una proporción distinta de la que tales individuos representaban, las frecuencias de alelos particulares y genotipos serán obviamente modificadas. La migración —mediante la dispersión de semillas, por ejemplo— es una característica de plantas y de animales.

Mutación. Si un alelo de un gen en particular muta a otra forma alélica a mayor velocidad que la mutación inversa, la frecuencia de aquellos alelos en la población está obviamente cambiando.

Selección. Selección es simplemente un término usado para describir la reproducción no aleatoria de los genotipos. En una población variable, algunos individuos

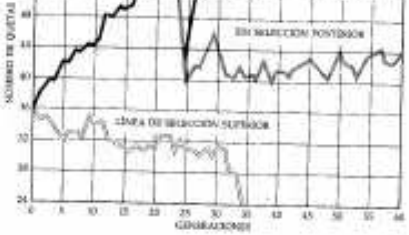


28-4
Combinaciones posibles de genotos en una población formada por individuos AA, Aa y aa, ilustrando el principio expresado en la ley de Hardy-Weinberg.

bios evolutivos. Las mutaciones son, por supuesto, la base de la variabilidad en los individuos, pero los cambios en las poblaciones suceden como consecuencia de la selección que actúa sobre la variabilidad que proporcionan las mutaciones.

Aunque a veces se piensa que la selección es una fuerza creativa, es importante recordar que se trata de una mera descripción de los acontecimientos que han tenido lugar. Cuando la proporción de cierto alelo en una generación dada es mayor de lo que lo era en la generación precedente, y en ausencia de una explicación alternativa, se dice que ha tenido lugar una selección. En realidad, la selección no es la causa de los cambios que ocurren. Mediante la continua eliminación de ciertos alelos de una población sometida a un conjunto de condiciones determinadas, la selección *canaliza* el modo en que varían las características provocadas por la mutación y recombinación. En consecuencia, en las generaciones siguientes, hay proporcionalmente una mayor representación de individuos que pueden sobrevivir mejor en determinadas condiciones que de aquellos que fueron eliminados. En ambientes inusuales o marginales, los genotipos que estaban pobremente representados en la mayor parte de una población pueden ser incrementados en gran medida por el proceso de selección.

recesivos en los homozigóticos decrece rápidamente conforme la frecuencia del alelo disminuye en la población. Resumiendo, cuanto menor es la frecuencia de un alelo recesivo, menos expuesta está su forma homozigótica a la acción de la selección. A medida que la frecuencia de un alelo recesivo disminuye, el progreso hasta su desaparición de la población también es más lento.



28-5
Un experimento en el cual se sometió a selección artificial el número de quetas abdominales de la mosca Drosophila melanogaster. *En los progenitores, el número promedio de pelos en la superficie ventral del abdomen era de 36. Un grupo de cruzamientos fue seleccionado con la intención de incrementar el número de pelos y otro con la de disminuirlo. La línea de selección superior alcanzó los 56 pelos en 21 generaciones, pero pronto la población empezó a ser estéril. La selección fue discontinua después de la generación 21 y se continuó en la 25. En este momento se recuperó sin pérdida de fertilidad el elevado número de quetas obtenido anteriormente. La línea de selección inferior, a la cual no se le permitió alcanzar un nuevo equilibrio genético interno, murió por causa de la esterilidad. La selección para esta simple característica "neutral", con sus genes asociados, aparentemente poseía amplios efectos en la constitución genética de estos organismos.*

RESPUESTAS A LA SELECCIÓN

Factores genéticos

La respuesta de una población a la selección está afectada por los principios de la genética (discutidos en el Capítulo 9). En general, sólo se selecciona el fenotipo, y es la relación entre el fenotipo y el medio ambiente la que determina el éxito reproductivo de un organismo. Ya que casi todas las características de las poblaciones naturales están determinadas por las interacciones de muchos genes, los individuos fenotípicamente similares pueden tener muy distintos genotipos. Cuando alguna característica, como la talla, es fuertemente seleccionada, generalmente existe una acumulación de alelos que contribuyen a esta característica y una eliminación de aquellos alelos que operan en dirección opuesta.

Pero la selección de una característica poligénica no es simplemente la acumulación de un conjunto de alelos y la eliminación de otros. Las interacciones génicas, como la epistasis y la pleiotropía (ver páginas 146-147), son de importancia fundamental para la determinación del curso de la selección en una población. Alguno de los efectos de un alelo respecto de otro puede ser beneficioso para un individuo dado o puede contribuir a que la característica sea seleccionada. Otros efectos del alelo pueden ser perjudiciales o pueden ir contra la característica seleccionada. A consecuencia de las interacciones génicas, los efectos fenotípicos de un alelo en particular sólo pueden ser medidos dentro de un contexto genético particular. Como que la selección de unos alelos en particular modifica la representación de los otros en la población, los efectos interactivos de los alelos seleccionados van modificándose gradualmente. Esto es, el valor de los alelos en la determinación de una característica particular, o en la determinación de la aptitud del organismo como un todo también cambia.

Otra característica de importancia en la determinación de la naturaleza del cambio selectivo es la necesidad de producir un organismo que "funcione". Una intensa selección de una característica puede ser impedida ya que podría provocar la acumulación de tantos efectos secundarios indeseables que el organismo no sería ya capaz de sobrevivir ni de reproducirse. Los resultados de los experimentos de cría realizados con moscas de la fruta mostrados en la Figura 28-5 sugieren que, a consecuencia de la selección, la población alcanza un nuevo equilibrio genético interno que permite la producción de individuos fértiles y normales con 42, en vez de 36, quetas o cerdas abdominales. Este equilibrio, que puede considerarse una medida de la resistencia de la población al cambio genético, ha sido denominado *homeostasis genética* por I. Michael Lerner de la Universidad de California, Berkeley. En física, la homeostasis es un tipo de equilibrio dinámico —esto es, una resistencia al cambio. La homeostasis genética tiende a mantener a la población en su conjunto produciendo una gran proporción de individuos que están bien adaptados a su entorno.

Factores fenotípicos

La necesidad de enfrentarse a exigencias ambientales opuestas por parte de un organismo individual impone otro tipo de límites a la selección. Por ejemplo, la larga

Janzen investigó la infestación por brúquidos en las leguminosas con semillas grandes y pequeñas. Ante su sorpresa, encontró que las especies con semillas pequeñas eran fuertemente atacadas por los brúquidos, de tal

naturales, los cambios climáticos y las catástrofes naturales han sido una característica constante del mundo desde sus orígenes, y las poblaciones de organismos en tiempos remotos presentaron respuestas similares a las observadas actualmente a otros cambios. La naturaleza

hecho de haber sido pacidas, pronto volverían a ser largas en ausencia de pastoreo, como las plantas de la zona no pastoreada del prado. Algunas lo hacían, pero plantas como el trébol (*Trifolium repens*), o gramíneas

cola del macho del pavo real, con su brillante coloración, está ampliamente correlacionada con el éxito de la cópula de esta ave. En este aspecto, por lo tanto, es claramente ventajoso para el ave poseer unas plumas lo más anchas y vistosas posible. Por otro lado, el pavo real debe también escapar de sus depredadores, y en este aspecto unas plumas tan grandes pueden ser una desventaja. La selección natural ejerce algún tipo de equilibrio entre las dos fuerzas selectivas, y los pavos reales con las plumas demasiado largas y coloreadas o demasiado cortas y pálidas probablemente no contribuirán tanto a la reproducción de las generaciones siguientes como aquellos con las colas de la "medida justa".

De forma similar, en los duros ambientes alpinos, las plantas deben crecer y fotosintetizar rápidamente si quieren acumular suficientes hidratos de carbono para sobrevivir los largos y severos inviernos. Esto es, deben responder renovando la actividad metabólica ante el primer signo de condiciones favorables para el crecimiento en la primavera. Sin embargo, si su respuesta está tan finamente sintonizada que incluso responden a un pasajero deshielo durante el invierno, éstas serán eliminadas de la población. Las plantas de los desiertos se encuentran en una situación similar; sus semillas no deben germinar hasta que las condiciones son apropiadas para su supervivencia.

Una interesante estrategia evolutiva de los miembros leñosos tropicales de la familia del guisante (Fabaceae) fue descubierta por Daniel Janzen de la Universidad de Pennsylvania. En Centroamérica, Janzen encontró dos tipos de especies: aquellas cuyas semillas eran numerosas y pequeñas, y aquellas cuyas semillas eran inferiores en número pero mayores en tamaño. Estas plantas cada año pueden gastar una cierta cantidad de su reserva de alimento para la producción de semillas, y pueden, por ello, producir una gran cantidad de pequeñas semillas o un pequeño número de grandes semillas. ¿Por qué algunas especies siguen la primera vía mientras que otras siguen la segunda?

Las grandes semillas proveen una mayor reserva de alimentos para las plántulas. Ya que cada árbol o arbusto original será reemplazado, por término medio, por un solo árbol o arbusto, aparentemente es más eficiente la producción de un pequeño número de grandes semillas con una gran reserva acumulada de nutrientes. Pero esto no siempre es posible en los trópicos, a causa de la gran depredación de las semillas de sus legumbres por parte de los insectos, fundamentalmente los escarabajos granívoros de la familia de los Bruchidae. Los brúquidos adultos depositan sus huevos sobre los frutos, y sus larvas completan su desarrollo en las semillas. Los brúquidos son a menudo tan abundantes que virtualmente destruyen toda la producción de grano de una determinada leguminosa correspondiente a un año, excepto aquellos pocos granos movidos por los agentes de dispersión, como los pájaros, antes de que los brúquidos hayan descubierto e infestado un fruto en particular.

manera que quedaban muy pocas semillas viables, mientras que casi todas las especies con grandes semillas no fueron tocadas. Seguidamente, encontró que estas grandes semillas, pero no las pequeñas, contenían sustancias químicas que aparentemente las protegían del ataque de los escarabajos.

Resumiendo estos resultados, parece claro que, en un sentido evolutivo, las leguminosas tienen dos opciones. Unas pueden producir un gran número de pequeñas semillas, con una reserva alimenticia relativamente limitada para el desarrollo de las plántulas pero con una mayor probabilidad de que algunas semillas puedan escapar del ataque de los escarabajos, o bien pueden producir un pequeño número de grandes semillas, con una buena reserva alimenticia para el desarrollo de las plántulas. Esta segunda opción, sin embargo, sólo tendría éxito si las semillas estuvieran protegidas de la depredación de los escarabajos. Este es un ejemplo del tipo de compromiso evolutivo que a menudo se da en la naturaleza.

A la luz de la razonable explicación de Janzen sobre la situación en las leguminosas tropicales, es interesante destacar que las semillas y frutos de las plantas de las islas oceánicas son a menudo mayores que los de plantas continentales emparentadas con ellas (Figura 28-6). Las enfermedades que atacan a las plantas en el continente a menudo no lo hacen en las islas. Parece razonable pensar que esta situación le permite a las plantas producir grandes frutos y semillas, lo que proporciona un mejor punto de partida para sus plántulas ya que contienen grandes cantidades de nutrientes almacenados. Al igual que las defensas bioquímicas de las semillas grandes de las leguminosas de América tropical, dicho aislamiento es un factor que permite que las semillas de grandes dimensiones prosperen más que en otras condiciones, las cuales son seleccionadas por otros motivos.

Cambios en las poblaciones naturales

Recientemente se ha realizado muchos estudios sobre los cambios en las características de las poblaciones

28-6
Las especies de las islas, aisladas de sus enemigos naturales, a menudo son capaces de producir grandes frutos y semillas. Aquí se muestran dos especies emparentadas de Zanthoxylum, miembros de la familia de los cítricos (Rutaceae); una de ellas se encuentra en Hawaii, la otra en el continente asiático.

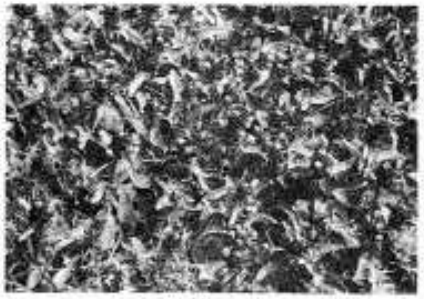
un periodo de tiempo relativamente corto. Las plantas resistentes fueron seleccionadas de entre las plantas genéticamente variables encontradas en los hábitats adyacentes, y luego constituyeron, mediante el concurso de la selección, una raza distinta.

desde el desarrollo de una ovocélula no fecundada hasta las divisiones del organismo original en varias partes separadas. En todos estos casos, sin embargo, las nuevas plantas son el producto de la mitosis y por lo tanto son genéticamente idénticas a su progenitor.

como la *Poa pratensis* y *Dactylis glomerata* permanecían cortas, indicando que estas poblaciones habían sido modificadas genéticamente por la fuerza selectiva del pastoreo. Un ejemplo similar se ilustra en la Figura 28-7.

En Gales, los vertederos y terrenos situados alrededor de un gran número de minas de plomo abandonadas son ricos en dicho mineral y están casi desnudos de plantas. Una especie de gramínea *Agrostis tenuis* colonizó este suelo, que puede contener hasta un uno por ciento de plomo y un 0.03 por ciento de zinc. En un experimento, grupos de *Agrostis tenuis* procedentes del suelo de la mina y otros procedentes de un pasto cercano se hicieron crecer juntos tanto en un suelo normal como en uno rico en plomo. En el suelo normal las plantas de *Agrostis* procedentes de los suelos de la mina crecían más lentamente y eran más pequeñas que las plantas de los pastos. En el suelo rico en plomo, sin embargo, las plantas de las minas crecían normalmente, pero las procedentes de los pastos no crecían en absoluto. La mitad de las plantas de los pastos murieron en tres meses y poseían raíces pequeñas que raramente tenían más de dos milímetros de largo. Pero unas pocas de las plantas de los pastos (3 de una muestra de 60) mostraban alguna resistencia a los efectos del suelo rico en plomo. Sin duda éstas eran similares a las plantas originalmente seleccionadas en el desarrollo de las estirpes resistentes al plomo de *A. tenuis*. La mina no tenía más de 100 años de existencia, por lo que la raza resistente al plomo se había desarrollado en

(a)



(b)

28-7
Prunella vulgaris es una planta herbácea común de la familia de la menta; está ampliamente distribuida en los bosques, praderas y prados de las regiones templadas del mundo. La mayoría de las poblaciones están compuestas por plantas erectas, como las mostradas en (a), las cuales crecen en lugares abiertos y a menudo algo húmedos de las regiones frías del mundo. Sin embargo, las poblaciones que se encuentran en los prados siempre están compuestas por plantas prostradas, como las mostradas en (b), que crecen en Berkeley, California. Las plantas erectas de Prunella vulgaris no pueden sobrevivir en los prados ya que son dañadas por las siegas y no poseen la capacidad de hacer rebrotar ramas bajas desde la base, lo cual es necesario para sobrevivir. Cuando las plantas de los prados crecen en un jardín experimental, algunas continúan prostradas mientras que otras crecen erectas. La morfología prostrada está determinada genéticamente en el primer grupo y ambientalmente en el segundo.

"elección" hecha en respuesta a las presiones evolutivas que exigían poblaciones uniformes. Esta elección, si se establece rígidamente, restringe gravemente la capacidad de la población para adaptarse a las condiciones cambiantes. Sin embargo, poblaciones diferentes que

lo de la selección, una raza distinta.

Reproducción asexual y evolución

La reproducción asexual implica que la descendencia sea idéntica a su único progenitor. En las plantas hay una amplia variedad de tipos de reproducción asexual.

A menudo las plantas se reproducen asexual y sexualmente, por lo que no comprometen sus apuestas evolutivas (Figura 28-8), pero muchas especies se reproducen sólo asexualmente. Incluso entre éstas, sin embargo, está claro que sus antepasados eran capaces de reproducirse sexualmente. Por consiguiente, la reproducción vegetativa representa una alternativa –una

que se reproducen asexualmente pertenecientes a una determinada especie pueden vivir en una amplia gama de hábitats distintos. Habiendo establecido sus propias características, cada una puede diferir nítidamente de las otras y estar mejor adaptada a crecer en un sitio particular.

REPRODUCCIÓN VEGETATIVA: ALGUNOS CAMINOS Y RECURSOS

Los tipos de reproducción vegetativa de las plantas son muchos y variados. Algunas plantas se reproducen mediante estolones: tallos largos y delgados que crecen a lo largo de la superficie del suelo. En la fresa cultivada (*Fragaria ananassa*), por ejemplo, se producen hojas, flores y raíces en cada nudo del estolón. Justo al otro lado del segundo nudo, el ápice del estolón gira hacia arriba y se engrosa. Esta porción engrosada primero produce raíces adventicias y luego una nueva yema, que continúa el estolón.

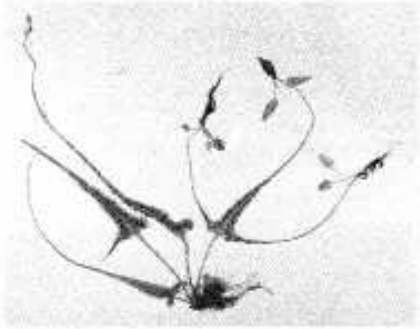
Los rizomas son también estructuras reproductoras importantes, principalmente en las gramíneas y juncos. Los rizomas invaden áreas cercanas a la planta original, y cada nudo puede dar lugar a un nuevo vástago florífero. El carácter nocivo de muchas malas hierbas se debe a este modo de crecimiento, y muchas plantas de jardinería, como los lirios, se propagan casi totalmente mediante rizomas. Los cormos, bulbos y tubérculos están especializados en el almacenamiento y en la reproducción. Las patatas (o papas) se propagan artificialmente mediante fragmentos del tubérculo, cada uno con uno o más "ojos". Son los ojos de los "trozos de simiente" de la patata los que darán lugar a una nueva planta.

Las raíces de algunas plantas –por ejemplo, cerezo, manzano, frambueso y zarzamora– producen chupones, o brotes, que darán nuevas plantas. Existen variedades comerciales de banano que no producen semillas y se propagan mediante esquejes que se desarrollan a partir de las yemas de los tallos subterráneos. Cuando la raíz de diente de león se rompe, lo que puede suceder cuando se la intenta arrancar del suelo, cada fragmento de raíz puede dar lugar a una nueva planta. (Ver también las páginas 440 a 445).

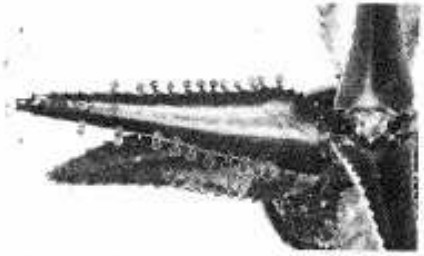
En unas pocas especies, incluso las hojas son reproductivas. Un ejemplo es la planta ornamental *Kalanchoë daigremontiana*, familiar para mucha gente como "la planta de la maternidad", o "madre de millares". El nombre de esta planta se debe a que numerosas plantitas nacen del tejido meristemático localizado en las muescas que hay a lo largo del margen de las hojas. La planta de la maternidad ordinariamente se propaga gracias a estas pequeñas plantas, las cuales, cuando han madurado lo suficiente, caen al suelo y enraizan. Otro ejemplo de propagación vegetativa nos lo da el helecho *Asplenium rhizophyllum*, en el cual las plantas jóvenes se forman cuando el ápice del frondo toca el suelo.

En algunas plantas, que incluyen a los cítricos, a algunas gramíneas (como *Poa pratensis*, ya discutida en la página 579) y a los dientes de león, los embriones de las semillas pueden producirse asexualmente a partir de la planta original. Este es un tipo de reproducción vegetativa, o apomixis. Las semillas que se producen de esta manera dan lugar a individuos genéticamente idénticos a los originales y por consiguiente se trata de otro tipo de reproducción asexual.

En general, la reproducción asexual permite la réplica exacta de los individuos que están particularmente bien adaptados a un cierto tipo de entorno o hábitat. Esta adaptabilidad puede incluir características consideradas como deseables en las plantas cultivadas o aquellas que faciliten la supervivencia en un particular conjunto de condiciones naturales.



Un espécimen de herbario del helecho Asplenium rhizophyllum, mostrando raíces y hojitas en los ápices de los frondes que darán lugar a nuevas plantas. De esta manera, el helecho es capaz de formar grandes colonias de plantas genéticamente idénticas.



Kalanchoe daigremontiana, *mostrando pequeñas plantas que han nacido en las muescas que hay a lo largo de los márgenes de la hoja.*

La fresa (Fragaria ananassa) *se propaga asexualmente mediante estolones. Las plantas de la fresa también forman flores y se reproducen sexualmente.*

28-8
Las violetas se reproducen asexual y sexualmente. Las grandes flores se polinizan cruzadamente por insectos, y las semillas pueden ser transportadas a una cierta distancia desde la planta original por el viento o el agua. Las flores más pequeñas, cercanas al suelo, se autopolinizan y nunca se abren. Las semillas de estas flores caen cerca de la planta original y producen plantas que son genéticamente similares a ella. Presumiblemente, tales plantas están mejor capacitadas (en promedio) para crecer con éxito cerca del progenitor. Ambas formas de reproducción son sexuales e implican recombinación. La reproducción asexual en las violetas tiene lugar cuando los tallos horizontales externos (estolones o rizomas) producen nuevas plantas genéticamente idénticas cerca del progenitor.

LA DIVERGENCIA DE LAS POBLACIONES

El mundo es física y biológicamente complejo, y las

Los factores ambientales, como sabe cualquier jardinero, pueden causar profundos cambios en el fenotipo de varias especies de plantas. Las hojas que se desarrollan en la sombra son más delgadas y anchas –y tienen un mayor volumen de espacios aéreos, un tejido en

de las tres estaciones experimentales del equipo de Carnegie, aparecían un buen número de diferencias ecotípicas entre las estirpes originales. Se hacían aparentes cuatro distintos ecotipos de *Potentilla glandulosa*,

especies de plantas casi siempre tienen distribuciones discontinuas. Sus hábitats son ciertamente discontinuos, tanto si son lagos, ríos, picos de las montañas, lugares soleados de los bosques, a un cierto tipo de suelo. Hecha esta observación, el movimiento de alelos entre poblaciones aisladas está más o menos limitado, y las poblaciones son en consecuencia libres para responder de distintas maneras a las demandas selectivas de sus situaciones locales. Incluso aunque el *flujo genético* normal (el movimiento de alelos desde una población a otra como consecuencia de la migración de individuos) pueda proporcionar una fuente de variabilidad para una población distante, no puede contrarrestar plenamente los efectos de la selección local.

Las distancias necesarias para aislar eficientemente unas poblaciones de otras de la misma especie varían con la capacidad de dispersión de las plantas en cuestión, pero tales distancias son a menudo bastante pequeñas. Para varios tipos de plantas polinizadas por insectos y que crecen en regiones templadas, un espacio de tan sólo 300 metros puede aislar eficientemente dos poblaciones. Raramente más de un uno por ciento del polen que alcanza a un invididuo dado viene de más lejos. En las plantas en que el polen es transportado por el viento, muy poco cae a más de 50 metros de la planta paterna en condiciones normales. La posibilidad de que un polen caiga sobre un estigma receptivo de una planta que se halle más lejos decrece rápidamente cuando la distancia aumenta. Esto no quiere decir, por supuesto, que dos pinos separados entre sí por unos 50 metros estén fuera del contacto genético, sino que mejor dicho, el tipo de descendencia que cada uno produzca será afectado mucho más por los requerimientos de su entorno particular que por los alelos introducidos a distancia.

Dos poblaciones separadas divergen una de la otra ya que están respondiendo a distintas fuerzas selectivas. Si recuperan el contacto, pueden fusionarse, o las diferencias que se han acumulado entre sí pueden conducir a algún tipo de aislamiento genético. El aislamiento genético, o el aislamiento reproductivo, puede venir de muchas maneras, como se discutirá más adelante en este capítulo.

ECOTIPO Y VARIACIÓN CLINAL

La plasticidad del desarrollo es la tendencia de los individuos a variar a través del tiempo en respuesta a diferentes condiciones ambientales, o en el caso de organismos genéticamente idénticos a diferir entre ellos en respuesta a diferentes estímulos del entorno. Tal plasticidad es mucho mayor en las plantas que en los animales, ya que el sistema abierto de crecimiento característico de las plantas puede ser modificado más fácilmente de forma que se produzcan diferencias marcadas entre los individuos.

del mayor volumen de espacio aéreo, un tejido de empalizada más delgado, y menos estomas– que las hojas de la misma planta que se desarrollan en el sol (ver página 436). La duración del día –esto es, la porción de un período de 24 horas durante el cual una planta está expuesta a la luz– puede también afectar la forma de la hoja. En *Kalanchoë*, por ejemplo, las plantas que crecen en condiciones de día corto (8 horas de luz) poseen hojas pequeñas y suculentas con márgenes lisos, mientras que las plantas que crecen en condiciones de día largo (16 horas de luz) poseen hojas grandes, delgadas y con márgenes adornados de muescas. En vista de tales observaciones, no es sorprendente que un buen número de científicos propusiera, hacia el año 1930, que una gran parte de la variabilidad observada en las plantas en la naturaleza estaba determinada directamente por la influencia del entorno y no tenía una base genética.

¿Están controladas genética o ambientalmente las diferencias existentes entre las razas de plantas que crecen en distintos hábitats? La primera respuesta definitiva a esta cuestión fue dada en 1920 por el botánico sueco Göte Turesson, que trasplantó razas de varias especies de plantas que encontró en el sur de Suecia a sus jardines experimentales. En la gran mayoría de las 31 especies que él investigó, las diferencias que observó en la naturaleza estaban genéticamente controladas; en unas pocas, eran consecuencia de la acción directa del entorno. Diferencias en la altura de la planta, tiempo de floración, color de las hojas, y otras, estaban usualmente controladas genéticamente. Turesson denominó tales razas genéticas, diferenciadas respecto a hábitats particulares, *ecotipos*.

De especial interés en el estudio de los ecotipos es el trabajo de Jens Clausen, David Keck y William Hiesey, que fue llevado a cabo bajo los auspicios de la Carnegie Institution de Washington en su Departamento de Biología Vegetal, en Stanford, California. Estos investigadores trataron experimentalmente varias especies de plantas procedentes del oeste de los Estados Unidos. Establecieron estaciones experimentales para trasplantes en tres localidades de California (Stanford, Mather y Timberline; Figura 28-9). Trabajando principalmente con plantas que podían ser propagadas asexualmente, para que pudieran crecer individuos genéticamente idénticos en las tres localidades, estos investigadores ampliaron los experimentos de Turesson.

El oeste de los Estados Unidos es una área de grandes contrastes ambientales, y no es sorprendente que muchas especies de plantas hayan desarrollado ecotipos nítidamente definidos en esta región. Una especie estudiada por el grupo de la Carnegie Institution fue la hierba perenne *Potentilla glandulosa*. Estrechamente emparentada con la fresa (*Fragaria*), esta planta crece en una amplia gama de zonas climáticas en California, y sus poblaciones nativas se encuentran cerca de cada una de las tres estaciones experimentales mencionadas. Cuando las plantas de *P. glandulosa* procedentes de diferentes localidades crecían juntas en los jardines

(a)

(b)

(c)

28-9
Jardines de trasplante de la Carnegie Institution, en California. (a) Stanford, cerca del nivel del mar; (b) Mather, en el centro de Sierra Nevada a unos 1.400 metros de altura; y (c) Timberline, a 3.050 metros de altitud.

cada uno con características morfológicas que estaban fuertemente correlacionadas con respuestas fisiológicas particulares que eran críticas para la supervivencia del ecotipo en su entorno nativo.

Por ejemplo, el ecotipo de la costa (Coast Range) estaba constituido por plantas que crecían activamente tanto en invierno como en verano cuando eran cultivadas en Stanford. Las plantas de este ecotipo también sobrevivían en Mather, donde estaban sujetas a cerca de 5 meses de clima invernal frío. Allí entraban en un período de letargo invernal, pero almacenaban suficiente alimento durante su período de crecimiento para soportar esta larga estación desfavorable. En Timberline, la mayoría de plantas de este ecotipo morían invariablemente durante el primer invierno; el corto período de crecimiento a estas grandes altitudes no les permitía almacenar suficiente alimento para sobrevivir durante el largo invierno. Otras plantas que existen en la costa de California producen ecotipos que poseen respuestas fisiológicas idénticas. De hecho, con frecuencia las estirpes de las especies de plantas completamente distintas y no relacionadas que crecen juntas de forma natural en un lugar dado son más parecidas fisiológicamente entre sí de lo que lo son respecto a otras poblaciones de su misma especie.

Las características fisiológicas y morfológicas de los ecotipos habitualmente poseen una compleja base genética que implica docenas (o en algunos casos tal vez incluso cientos) de genes. Los ecotipos nítidamente definidos son características de las regiones donde las rupturas entre los hábitats adyacentes están también claramente definidos. Por otro lado, si el entorno cambia gradualmente, sin rupturas evidentes, entonces las características de las poblaciones de plantas que ocurren en el área pueden hacer lo mismo. Un cambio gradual de este tipo recibe el nombre de *clina*.

Las clinas se dan frecuentemente en organismos que viven en el mar, donde la temperatura a menudo sube o baja muy gradualmente con los cambios de latitud. También son características de organismos que viven en áreas como las del este de Estados Unidos, donde los gradientes pluviométricos pueden extenderse a lo largo de millares de kilómetros. Cuando las poblaciones de plantas son muestreadas a lo largo de una clina, las diferencias son a menudo proporcionales a la distancia entre ellas. En pequeña escala, las poblaciones de plantas varían de forma similar –gradual o bruscamente, dependiendo de la naturaleza del entorno local.

Diferenciación fisiológica

Para comprender por qué los ecotipos prosperan donde lo hacen, debemos entender las bases fisiológicas para su diferenciación ecotípica. Por ejemplo, las estirpes escandinavas de *Solidago virgaurea* procedentes de hábitats umbríos y expuestos muestran diferencias experimentales en la respuesta fotosintética a la intensidad

lumínica durante el crecimiento. Las plantas de los ambientes umbríos crecen rápidamente con intensidades lumínicas bajas, mientras que su velocidad de crecimiento se retrasa acusadamente con intensidades lu-

larga como los árboles y los arbustos– a menudo pueden formar híbridos fértiles entre sí. Por el contrario, los híbridos de especies de plantas herbáceas son a menudo estériles, o sólo se pueden formar con dificul-

que viven juntas pueden diferir en sus sistemas de polinización; varias posibilidades de este tipo serán discutidas en el capítulo siguiente. Si dos especies son visitadas y polinizadas por diferentes tipos de insectos, sólo podrán hibridarse cuando estos insectos erróneos

minicas altas. Contrariamente, las plantas procedentes de los ambientes expuestos crecen rápidamente en condiciones de alta intensidad lumínica, pero mucho menos a bajos niveles de luz.

En otro experimento, las poblaciones árticas y alpinas de la planta herbácea de amplia distribución *Oxyria digyna* se estudiaron utilizando estirpes procedentes de un enorme gradiente latitudinal que se extendía desde el sur de Groenlandia y Alaska hasta las montañas de California y Colorado. Las plantas de las poblaciones más septentrionales tenían más clorofila en sus hojas, así como mayores coeficientes de respiración a todas las temperaturas que las plantas más meridionales. Las plantas de las grandes alturas procedentes de las proximidades de los límites meridionales de la distribución de la especie efectuaban la fotosíntesis de forma más eficiente a altas intensidades de luz que las plantas de lugares menos elevados procedentes de más al norte. De esta manera las respectivas razas podían funcionar mejor en sus propios hábitats, marcados, por ejemplo, por las altas intensidades lumínicas en los hábitats de alta montaña, inferiores en el lejano norte, y así sucesivamente. La existencia de *Oxyria digyna* en una área tan amplia y amplios márgenes en condiciones ecológicas tan variadas es posible, en parte, por diferencias en el potencial metabólico entre sus poblaciones constituyentes.

Aislamiento reproductivo

El sistema genético de una población de plantas responde a la selección como una unidad integrada. A medida que las poblaciones individuales se vuelven más diferentes entre sí, las características que originalmente permitían la procreación conjunta pueden cambiar a la vez que las características de importancia más inmediata (aquellas que les permiten crecer con éxito en sus distintos hábitats). Por esta razón, las plantas procedentes de poblaciones muy distintas no son capaces de producir híbridos (los híbridos son la descendencia de padres genéticamente distintos) o, si lo hacen, puede que éstos no sean fértiles. En general, cuanto mayor es la diferencia en la apariencia de dos poblaciones, menos probable es que sean capaces de formar híbridos.

Cuando dos poblaciones acaban por aislarse reproductivamente, es decir, no son capaces de formar híbridos fértiles entre sí, dejan de afectarse mutuamente en sus respectivas evoluciones posteriores, al menos en sentido genético. Tal aislamiento es, por lo tanto, uno de los hitos más cruciales en la divergencia evolutiva de las poblaciones y en la formación de especies.

El aislamiento reproductivo a menudo se ha usado como base para la definición de la categoría de *especie*. Sin embargo, este criterio no es aplicable de forma general, ya que las especies de algunos grupos de plantas ecológicamente distintas y de aspecto muy distinto –particularmente las plantas perennes de vida tal; procesos similares de diferenciación ocurren a menudo incluso entre las poblaciones individuales de especies de plantas de vida corta. Los híbridos entre tales poblaciones pueden ser completa o parcialmente estériles. A causa de las diferencias entre las características genéticas de las especies pertenecientes a diferentes grupos de plantas, es imposible usar un solo criterio para definir la categoría de especie, y a la hora de decidir acerca de la clasificación más apropiada de un grupo particular de organismos deben tenerse en cuenta toda una serie de factores distintos.

Presumiblemente, las poblaciones de planta anuales cambian mucho más rápidamente que las poblaciones de plantas perennes cuando ambas están sujetas a presiones selectivas similares. No sólo las plantas anuales poseen ciclos vitales cortos, sino que cada año dependen de las semillas para volver a establecerse de nuevo, un factor que acelera los efectos de la selección natural, y que causa que las poblaciones implicadas diverjan una de la otra más rápidamente. En áreas donde las plantas anuales pueden crecer con éxito, tales como los desiertos o regiones que son secas en el verano (California, por ejemplo), pueden constituir un tercio o más del total de especies presentes. Estas especies son, en conjunto, mucho más jóvenes con respecto a su momento de origen que las especies de árboles, arbustos, y plantas herbáceas perennes con las que están asociadas.

Hay un cierto número de factores, además de la esterilidad de los híbridos o la incapacidad de hibridizarse, que tienden a salvaguardar diferentes especies de plantas distintas cuando crecen juntas. Algunos de estos factores impiden en primer lugar la formación de híbridos. Por ejemplo, dos tipos de plantas que son capaces de formar híbridos fértiles pueden encontrarse en la misma área pero en distintos hábitats. En el este de los Estados Unidos, el roble escarlata (*Quercus coccinea*) puede ser hallado creciendo junto con el roble negro (*Q. velutina*) en una zona muy amplia, y las dos especies, que son polinizadas a través del aire, forman híbridos fértiles fácilmente en cultivo. A pesar de estas relaciones mutuas, los híbridos entre ambos son raros en la naturaleza. En general, los robles escarlatas se encuentran en lugares relativamente húmedos, bajos y de suelos ácidos, mientras que los robles negros se encuentran en lugares más secos y de suelos bien drenados. Sólo donde el hábitat ha sido perturbado –por incendio o tala– la formación de híbridos es más común, aparentemente porque se han creado nuevos tipos de hábitats para los cuales los nuevos híbridos pueden estar mejor adaptados que sus padres.

Entre otros mecanismos que pueden impedir la formación de híbridos entre especies que viven juntas cabe destacar las diferencias estacionales en el periodo de floración. Si dos especies no florecen al mismo tiempo, no podrán hibridarse en la naturaleza aunque crezcan una junto a la otra. Los muchos mecanismos de fotoperiodo discutidos en el Capítulo 25 también permiten este tipo de diferenciación. Además, dos especies mente visiten la flor "equivocada".

Grupos de especies

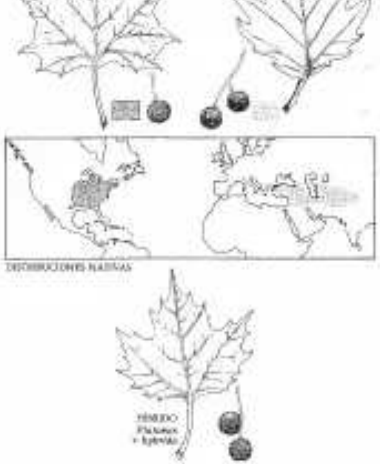
Los procesos evolutivos que estamos discutiendo conducen a la producción de grupos de especies relacionadas en muchas áreas geográficas distintas. Los grupos de especies de animales en las islas Galápagos, especialmente las tortugas que hemos mencionado y los pinzones, son famosos por su papel en el desarrollo de la teoría de la evolución de Darwin. El desarrollo de tales procesos se llama *radiación adaptativa*. (El ensayo de las siguientes dos páginas ilustra este proceso.)

La diferenciación en las islas es particularmente sorprendente ya que, en ausencia de competencia, los organismos producen formas que son muy raras en comparación con las que se dan en especies próximas existentes en los continentes. Aparentemente, las islas proporcionan situaciones favorables para cambios evolutivos de mayor entidad, del tipo de los que ocurren cuando aparecen nuevos géneros y familias. En tales localidades, las características de las plantas y animales pueden cambiar más rápidamente que en el continente, y caracteres que nunca se han encontrado en ningún lugar del mundo pueden aparecer allí. Por supuesto, también pueden surgir grupos similares de especies en áreas del continente y pueden presentar diferenciaciones espectaculares. Los grupos de especies de este tipo son el resultado inevitable de los procesos evolutivos que hemos ido discutiendo.

EL PAPEL EVOLUTIVO DE LA HIBRIDACIÓN

Aun cuando las especies sólo hibriden raramente en la naturaleza, los híbridos resultantes pueden ser importantes por la forma en que tales híbridos recombinan las características de sus padres. El entorno puede cambiar repetidamente, y los individuos híbridos a menudo presentan nuevas combinaciones genéticas que están mejor adaptadas al nuevo entorno que las de sus padres; puede que incluso sean capaces de colonizar algún hábitat en el que ninguno de sus padres podía sobrevivir.

Cuando los hábitats de las especies progenitoras se encuentran en la misma área pero son notablemente distintos (como es el caso del roble escarlata y el roble negro), hay poca oportunidad para el establecimiento de híbridos; pero donde los hábitats se entremezclan o son alterados, la situación puede ser muy distinta. En este caso la recombinación del material genético que era originalmente característico de las dos especies diferenciadas puede poseer un mayor potencial para producir descendencia bien adaptada que el que podrían lograr los cambios dentro de una sola población (Figura 28-10). Las características de una población de híhíbridos puede estabilizarse si los híbridos están mejor adapta-



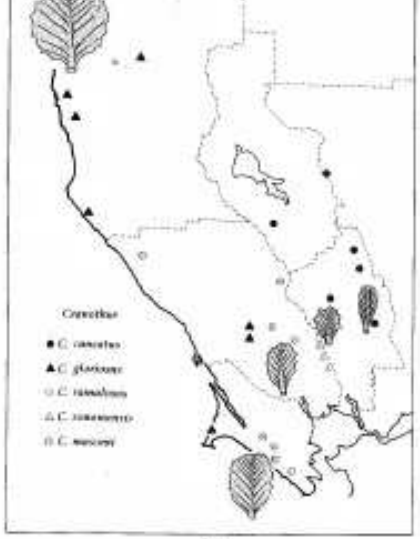
28-10
Los sicómoros (Platanus), *que son conocidos con el nombre de plátanos en la mayor parte de Europa, nos ofrecen ejemplos de poblaciones bien diferenciadas que han retenido la capacidad de hibridarse. Las especies actuales de este género han quedado aisladas entre sí desde hace al menos unos 50 millones de años en localidades muy alejadas unas de las otras. Una de estas especies, el plátano oriental* (P. orientalis), *es nativa de la región que va desde el este de la región Mediterránea hasta el Himalaya. Este elegante árbol ha sido ampliamente cultivado en el sur de Europa desde los tiempos de los romanos, pero no puede crecer en el norte de Europa lejos de la moderada influencia del océano. Desde el descubrimiento del Nuevo Mundo, una de las especies norteamericanas,* P. occidentalis *fue utilizada para el cultivo en las regiones más frías del norte de Europa, donde floreció. Hacia el año 1670, estos dos árboles tan distintos se hibridaron espontáneamente cuando fueron cultivados juntos en Inglaterra, produciendo el plátano intermedio y completamente fértil,* Platanus x hybrida. *Este híbrido, que es capaz de crecer en regiones con fríos inviernos, está ahora creciendo como un árbol ornamental en las calles de las regiones templadas de todo el mundo.*

dos a las condiciones de algún hábitat particular que sus padres.

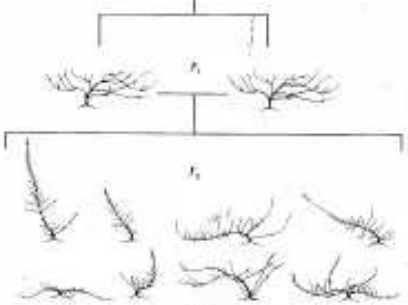
La hibridación entre especies es un importante mecanismo evolutivo en muchos grupos de plantas. En algunos géneros, la recombinación del material genético

Reproducción asexual en los híbridos

Los híbridos estériles pueden reproducirse por una gran variedad de sistemas vegetativos. Los más flexibles son aquellos sistemas en los que predomina la

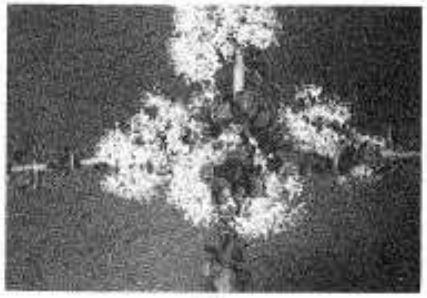


(a)



(b)

(c)



(d)

28-11
El establecimiento de las poblaciones híbridas es un importante mecanismo evolutivo en muchos grupos de plantas leñosas, incluidas las especies del género Ceanothus, *mostradas aquí.* (a) *El mapa muestra una porción del centro de California (abarcando la bahía de San Francisco en la parte inferior), una región geológicamente compleja. Dos especies distintas y de amplia distribución, el costero* C. gloriosus *y el continental* C. cuneatus *(que se distribuye más al este del área ilustrada), han producido tres series de poblaciones de híbridos; cada una es variable, pero estabilizada y es capaz de crecer mejor que sus antecesores en las áreas en las que viven conjuntamente. Las hojas de poblaciones representativas se muestran en el mapa.* (b) *Segregación en las formas extremas de la descendencia de un cruzamiento artificial entre especies paternas. Morfológicamente, algunas de las formas intermedias se parecen a las denominadas poblaciones intermedias que se observan en el mapa de la izquierda.* (c) *Rama florida de* C. gloriosus. (d) *Rama florida de* C. cuneatus.

entre especies parece ser el principal recurso para desarrollar nuevas especies que puedan crecer en diversos hábitats. Estos géneros primariamente comprenden árboles o arbustos, como el *Eucalyptus*, robles *(Quercus)*, *Arctostaphylos*, y lilas de montaña *(Ceanothus*: ver Figura 28-11). Los grupos de especies que interactúan de esta manera tienden a ser más comunes en las islas o en áreas ecológicamente diversas, como en California y sus estados vecinos. En la figura 28-12 se muestra otro ejemplo, en este caso relacionado con agentes polinizadores.

El establecimiento y la estabilización de las poblaciones de híbridos depende de la fertilidad de los mismos. Sin embargo, incluso si los híbridos son estériles todavía pueden ser capaces de propagarse, asexualmente o de recuperar su fertilidad a través de la poliploidía.

28-12
Richard Strauss, de la Universidad estatal de California, Los Angeles, propuso una hipótesis basada en la hibridación para explicar el origen de Penstemon spectabilis, *una fanerógama encontrada en las montañas del sur de California. Una de las especies originales,* P. grandiflii, *posee flores anchas, bilabiadas y de color azul pálido que son polinizadas principalmente por abejorros. Otra especie,* P. centranthifolius, *posee flores largas y delgadas, de color rojo, que son visitadas mayoritariamente por colibríes. Su supuesto híbrido derivado,* P. spectabilis, *mostrado aquí, es ecológica y morfológicamente intermedio entre los dos, con flores rosa-púrpuras. Es polinizado por una familia especializada de avispas recolectoras de polen, las cuales no visitan ninguna de las especies originales.*

apomixis o algún otro tipo de reproducción vegetativa, pero en los cuales ocurren también entrecruzamientos (fertilización cruzada entre diferentes individuos) ocasionales. A consecuencia del entrecruzamiento, la hibridación entre razas o especies diferenciadas puede ocurrir de nuevo, y puede conducir a la producción de nuevas combinaciones de alelos, que localmente pueden tener éxito.

Un ejemplo sobresaliente de tal sistema es la extremadamente variable gramínea *Poa pratensis*, que en una u otra forma se encuentra a lo largo del hemisferio norte. La hibridación ocasional con toda una serie de especies próximas ha producido cientos de razas apomícticas, cada una de ellas bien adaptada a las características ecológicas de la región en la cual crece. En un sistema tan flexible, se producen constantemente nuevos genotipos por hibridación, y los mejores de ellos son preservados mediante apomixis. En las regiones árticas, las plantas apomícticas, incluyendo las gramíneas del género *Poa*, a menudo tienen un éxito especial. La polinización por insectos es difícil en el Ártico, debido a la corta estación de crecimiento y las rigurosas condiciones climáticas. Además, algunos genotipos ajustadamente definidos pueden tener más éxito en las condiciones rigurosas del Ártico que las poblaciones más variables de los organismos con reproducción sexual, y por lo tanto las poblaciones producidas como resultado de la reproducción vegetativa o de la autopolinización pueden tener una doble ventaja.

Los cientos de especies de majuelos *(Crataegus)* y de zarzas *(Rubus)* que se encuentran en el este de los Estados Unidos son derivados apomícticos de grupos de especies en los cuales se forman ocasionalmente híbridos. En todos estos casos, la destrucción al por mayor de hábitats naturales por parte de la gente ha conducido al establecimiento de muchos nuevos genotipos que podrían no tener sitio en los bosques primitivos de la región.

Poliploidía

Las células de los individuos que tienen más de dos juegos de cromosomas se denominan poliploides. Las células poliploides aparecen en baja frecuencia como resultado de un "error" en la mitosis en el que los cromosomas se dividen pero la célula no. De esta manera, puede producirse una célula con el doble número de cromosomas del que es habitual. Si tales células van más allá de la interfase y se dividen, pueden dar lugar a un nuevo individuo, sexual o asexualmente, que tendrá el doble número de cromosomas que sus progenitores o progenitor. Los individuos poliploides también pueden producirse artificialmente mediante colchicina, una droga que inhibe la formación del huso acromático en la mitosis interrumpiendo la formación de los microtúbulos.

En un poliploide, el margen de variación es a menudo considerablemente menor en comparación con el

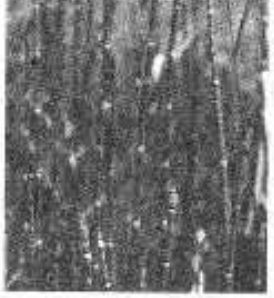
delo de la evolución se denomina del *equilibrio puntuado*. Algunos de los proponentes de este modelo han afirmado que la macroevolución –el proceso mediante el cual los grupos taxonómicos mayores se han originado– tiene lugar por principios distintos de los caracte-

a los cambios ambientales puede ser especialmente crítica, y en regiones con límites nítidamente definidos y en diversos climas, como California.

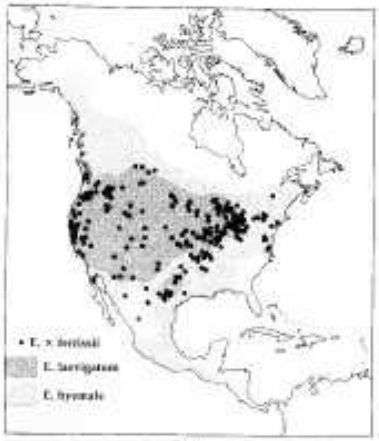
Incluso si los híbridos entre dos especies son estériles, pueden propagarse por apomixis u otras formas de reproduc-

GOULD, STEPHEN JAY. *Ever Since Darwin: Reflections in Natural History*. W.W. Norton & Co., Inc., New York, 1979.*

Una encantadora colección de ensayos sobre el impacto del darwinismo en la ciencia moderna. Muy recomendado.



(a)



(b)

28-14
Una de las más abundantes y vigorosas colas de caballo (ver Figura 28-5b, página 520) encontrada en Norteamérica es Equisetum x ferrissii, *un híbrido totalmente estéril de* E. hyemale *y* E. laevigatum. *Las colas de caballo se propagan fácilmente a partir de pequeños fragmentos de sus tallos subterráneos, y el híbrido se mantiene sin modificaciones a lo largo de su amplia zona de distribución gracias a esta propagación vegetativa. (a) Tallos de* E. x ferrissii, *con estróbilos. (b) Distribución de* E. x ferrissii *y de sus especies originales.*

rísticos de la microevolución, el tipo de cambios graduales al que hemos consagrado la mayoría de este capítulo. Sin embargo, todos los tipos de rasgos característicos que distinguen las grandes categorías taxonómicas, también distinguen algunas especies, por lo que el proceso de la evolución parece ser de un solo tipo.

RESUMEN

La selección natural es el proceso por el cual los organismos con características más favorables con respecto a su entorno dejarán una mayor descendencia superviviente. La selección natural tiene lugar gracias a las variaciones determinadas genéticamente en las poblaciones naturales. Tiene lugar a medida que los organismos ocupan progresivamente diferentes tipos de hábitats. La aptitud sólo puede ser determinada en relación con el hábitat en el cual existe una población en particular.

La base para los genetistas de poblaciones es la ley de Hardy-Weinberg. Ésta enuncia que, en una gran población con apareamientos al azar, y en ausencia de fuerzas que alteren las proporciones de alelos, la proporción de alelos dominantes y recesivos permanece constante de generación en generación.

Cuatro factores principales que pueden causar cambios en la proporción de alelos y desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg son el tamaño de la población, las migraciones, las mutaciones y la selección. De éstos, la selección es la que tiene más consecuencias, y se define como la reproducción no aleatoria de los genotipos de forma que algunos son favorecidos respecto a otros en aquellos ambientes particulares donde viven.

Los alelos recesivos son relativamente inaccesibles para la selección en los organismos diploides. Cuanto menos frecuentes son, mayor proporción de tales alelos queda escondida (enmascarada) en los heterozigotos.

La respuesta de una población frente a las presiones selectivas es compleja por toda una serie de razones. Sólo el fenotipo es accesible a la selección, y fenotipos similares pueden ser el resultado de muy distintas combinaciones de alelos. Debido a la epistasis y la pleiotropía, los alelos simples no pueden ser seleccionados aisladamente; la selección afecta al genotipo completo.

Las poblaciones se ajustan a ambientes particulares y forman unidades nítidamente definidas, o ecotipos, si las fronteras entre los ambientes están claramente establecidas. Las poblaciones de plantas pueden formar clinas con respecto a las características consideradas si los ambientes se transforman gradualmente.

Mientras que van cambiando, las poblaciones también divergen en aquellos factores que les permiten entrecruzarse con éxito. Después de un período de aislamiento, dos poblaciones pueden ser más o menos incompatibles o pueden producir híbridos estériles. Especies relacionadas de plantas de vida relativamente larga, como los árboles y los arbustos, son menos aptos a ser aislados reproductivamente que las especies emparentadas de plantas anuales o de vida corta.

Las poblaciones de híbridos derivados de dos especies son comunes en las plantas, especialmente en árboles y arbustos. Esto es especialmente cierto en ambientes con relativamente pocas especies, como las islas oceánicas, donde la adaptación

ción vegetativa o transformarse en fértiles por la duplicación del número cromosómico (poliploidía).

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

ANDERSON, EDGAR: *Plants, Man and Life*. University of California Press, Berkeley, 1967.*

Una fascinante explicación de la evolución de algunos grupos de plantas que refleja la personalidad de uno de los principales estudiosos de las plantas del siglo veinte.

AYALA, FRANCISCO J., and JAMES W. VALENTINE: *Evolving: The Theory and Process of Organic Evolution*. Benjamin-Cummings Publishing Co., Menlo Park, Calif., 1979.

Una explicación muy legible y moderna en el campo de la evolución.

COOK, ROBERT E. "Clonal Plant Populations", *American Scientist* 71:244-253, 1983.

Excelente discusión de la manera en que la reproducción vegetativa de las plantas afecta su ecología y evolución.

GRANT, VERNE: *Plant Speciation*, Columbia University Press, New York, 1971.

Este amplio tratado sobre la evolución de las plantas nos proporciona una introducción para la mayoría de los aspectos en el tema.

MOORE, JOHN: "Science As a Way of Knowing-Evolutionary Biology." *American Zoologist* 23(1):1-68, 1983.

Una concisa exposición de la teoría evolutiva, claramente presentada como una serie de hipótesis y deducciones.

MOOREHEAD, ALAN: *Darwin and the Beagle*. Harper & Row Publishers, Inc., New York, 1969.

Una atrayente explicación del trabajo de Darwin por un famoso escritor e historiador.

STEBBINS, G. LEDYARD: *Processes of Organic Evolution*, 3rd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1977.*

Una breve revisión de todo el tema por uno de sus mayores conocedores y seguidores.

*Disponible en encuadernación rústica.

CAPÍTULO 29

La evolución de las plantas con flores

(a)

(b)

29-1
(a) Un longicornio (familia Cerambicidae), cargado de polen, visita la flor de una especie de la familia Apiaceae en las montañas del sudeste de Arizona. (b) Élitros de un coleóptero del mismo estrato que Archaeanthus, *una angiosperma extinguida hace unos 95 o 98 millones de años (véase "Las angiosperms primitivas y sus flores", en la página 592). La evolución de las angiosperms es, a largo plazo, la historia del aumento de especialización en las relaciones entre flores y sus insectos polinizadores en los cuales los coleópteros jugaron un importante papel en épocas primitivas.*

Las angiospermas representan la mayor parte de las plantas existentes en todo el mundo. Árboles, arbustos, céspedes, jardines, campos de trigo y maíz, flores silvestres, frutas y hortalizas de las tiendas de ultramarinos, los brillantes destellos de color de las floristerías, geranios, lemnas, nenúfares, la zostera, el cactus del saguaro, chumberas o tunas –dondequiera que nos encontremos estamos acompañados de plantas.

En una carta a un amigo, Charles Darwin se refirió a la aparentemente súbita aparición de este gran grupo de plantas en los registros fósiles como si se tratara de "un misterio abominable". En los estratos fosilíferos más primitivos los primeros registros consisten en plantas vasculares primitivas con una estructura muy simple; posteriormente, en el Devónico y el Carbonífero se produjo una gran proliferación de helechos, licopodios, colas de caballo y progimnospermas. Las primeras plantas con semillas hicieron su aparición hacia finales del Devónico y condujeron posteriormente a las floras del Mesozoico dominadas por las gimnospermas. Finalmente, durante la primera mitad del período Cretácico, hacia finales de la era Mesozoica, aparecieron las angiospermas, que asumieron gradualmente la dominancia de la vegetación mundial. Hace unos 75 millones de años ya existían en esta división muchas familias y algunos géneros que se han mantenido hasta la actualidad (Figura 29-2).

¿Cuál es la razón por la que las angiospermas alcanzaron esta hegemonía mundial y continuaron diversificándose hasta alcanzar niveles tan espectaculares? En este capítulo intentaremos dar solución a esta cuestión, centrando nuestra discusión en tres tópicos –origen de las angiospermas, evolución de la flor y funciones de algunos productos químicos en la evolución de las angiospermas. Con este hecho, ilustraremos el proceso de la evolución, que ya se iniciara en el capítulo precedente.

EL ORIGEN DE LAS ANGIOSPERMAS

Hoy en día se acepta por lo general que las angiospermas evolucionaron a partir de alguna gimnosperma

(a)

(b)

(c)

29-2
Fósiles de una gimnosperma (a) y dos angiospermas (b, c) de depósitos de finales del período Cretácico (hace unos 70 millones de años), en Wyoming, Estados Unidos. (a) Una rama y escamas de un cono de Araucarites longifolia, *una especie extinguida de conífera perteneciente a una familia (Araucariaceae) que en la actualidad está solamente representada en el hemisferio Sur. Un miembro actual de esta familia es el pino de la isla de Norfolk (*Araucaria heterophylla*). (b) Hoja de la palmera* Sabalites montana, *una especie extinguida relacionada con las actuales palmas de tallo pequeño del sudeste de los Estados Unidos. (c) Hoja de* Viburnum marginatum, *una especie extinta que pertenece a un género de distribución amplia, cuyas especies se conoce con el nombre de durillos o viburnos.*

primitiva, probablemente de un arbusto. No se conoce ningún candidato de estas características del período Cretácico, aunque existen algunos representantes de las gimnospermas representados anteriormente en las eras Mesozoica y Paleozoica que muestran ciertas combinaciones de caracteres de angiospermas. En sí mismo, esto sugiere un origen primitivo de las angiospermas que puede ser documentado por los registros fósiles.

Los primeros fósiles existentes que pueden ser asignados con toda seguridad al grupo de las angiospermas datan de los primeros tiempos del período Cretácico, hace unos 125 millones de años. Estos restos consisten en granos de polen, cada uno de ellos con un único poro. Los granos de polen son similares (pero al mismo tiempo diferenciables) a las esporas de helechos y al polen de las gimnospermas. Es probable que existieran muchas angiospermas hace más de 125 millones de años que poseyeran polen que no pudiera ser diferenciado del polen de las gimnospermas. El polen de todas las monocotiledóneas, así como el de las dicotiledóneas más primitivas, se asemeja al polen de las primeras angiospermas conocidas. Hace no menos de 120 millones de años que el polen tripotado de las angiospermas característico de todas las dicotiledóneas exceptuando las más primitivas había aparecido en los registros

fósiles. Hace unos 80 o 90 millones de años las angiospermas eran más abundantes en todo el mundo que cualquier otro grupo de plantas. ¿Qué conocemos acerca del origen de este grupo?

un antepasado común más reciente?". En el caso de tres plantas existen tan sólo tres opciones posibles, que se resumen convenientemente en tres diagramas de ramas (Figura 29-3). Las cicas y los pinos presentan ambos semillas o maderas (xilema secundario), cosa que

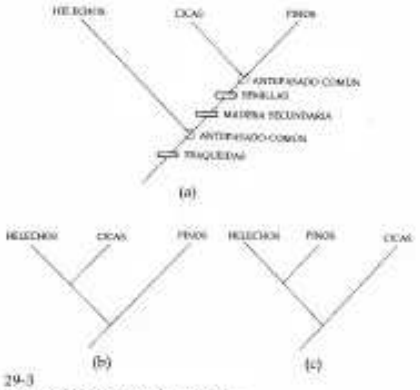
único e hipotético antepasado. El diagrama de ramas utilizado para expresar las relaciones entre tales grupos de plantas recibe el nombre de *cladograma*. Las plantas vasculares son un grupo cladístico dentro del cual las plantas con semillas forman otro grupo cladístico, que

semilla de algunos espermatófitos o plantas con semilla. Un grupo definido por la posesión de esporas libres sería incompleto y no incluiría a todos los descendientes de un antepasado común. Este antepasado común debería haber

Los vínculos de las angiospermas

Desde los tiempos de Darwin, en el siglo XIX, los científicos han intentado conocer el origen ancestral de las angiospermas. Una aproximación a este problema ha consistido en buscar posibles antepasados entre los registros fósiles de plantas con semillas. En este intento, se ha puesto un énfasis particular en la facilidad con que puede imaginarse la transformación de las estructuras portadoras de óvulos de varias gimnospermas en carpelos. Recientemente se ha sugerido un enfoque diferente en el que, en lugar de buscar intensamente los grupos ancestrales, simplemente se intenta definir los principales grupos naturales de plantas con semillas y entender las relaciones existentes entre ellos. El grado de relación entre los grupos se utiliza entonces para estimar el tiempo en que tales grupos se separaron de un antepasado común. Un investigador pionero de esta línea de estudio reciente es Peter Crane, del "Field Museum of Natural History" de Chicago, quien nos ha proporcionado mucha de la información en que se basa esta sección.

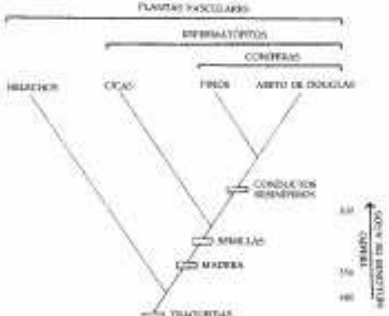
La situación más simple en la cual se pueden discutir las relaciones filogenéticas (o evolutivas) es aquella en que se cuenta con tres tipos (o grupos) de plantas distintas. Por ejemplo, los helechos, las cicas y los pinos poseen todos un xilema compuesto de traqueidas, y ello sugiere que en algún punto de su distante pasado compartieron un antepasado común que también poseía traqueidas. Más tarde, se plantea la pregunta siguiente: "¿Qué dos plantas de esas tres poseen



29-3
Tres posibles patrones de parentesco entre los helechos, las cicas y los pinos. La versión (a) es quizá la más correcta y se basa en las características indicadas.

no ocurre en los helechos, y esto da soporte a la idea de que las cicas y los pinos comparten un antepasado común más reciente que cualquiera de ellos con los helechos (Figura 29-3a). Los caracteres que se cree son heredados a partir de un antepasado común, tales como las semillas, el crecimiento secundario y las traqueidas en este ejemplo, reciben el nombre de caracteres *homólogos*. Si al ejemplo anterior añadimos un nuevo grupo de plantas con semillas, con crecimiento secundario –por ejemplo el abeto de Douglas (*Pseudotsuga*)– deben encontrarse homologías más restrictivas para clarificar las relaciones entre las cicas y los pinos. Los pinos y el abeto de Douglas son similares ya que poseen conductos resiníferos en sus hojas, lo que sugiere que comparten un antepasado común más próximo que cualquiera de ellos con relación a las cicas (Figura 29-4). A medida que un análisis de este tipo se hace más extenso al añadir más similitudes y grupos de plantas, frecuentemente aparecen conclusiones conflictivas sobre las relaciones derivadas en estudios de grupos más limitados o del uso de menos caracteres. En tales casos, la explicación más simple (esto es, la que se ve favorecida por el mayor número de homologías) es la que debería ser adoptada. Esta decisión puede ser probada y en ocasiones modificada si se añaden otras características y se consideran otros grupos de plantas.

El estudio de las relaciones mediante este método nos lleva a un patrón de grupos incluidos en otros grupos, lo que constituye un grupo *jerárquico*. Cada grupo, o grupo cladístico, se define por una o más homologías e incluye a todos los descendientes de un



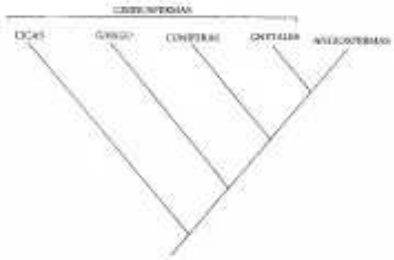
29-4
Relaciones filogenéticas entre los helechos, las cicas, los pinos y el abeto de Douglas, donde se indican las características comunes que apoyan este patrón de relaciones y los tiempos aproximados de divergencia entre estos grupos.

que a su vez forman un tercero: las coníferas (Figura 29-4). El diagrama de ramas también predice la secuencia en que las homologías se espera que aparezcan en el registro fósil. En este simple ejemplo, las pruebas paleobotánicas concuerdan con estas predicciones, las traqueidas aparecieron por primera vez hace 400 millones de años, las semillas y el crecimiento secundario hace unos 350 millones y los conductos resiníferos hace unos 300 millones de años.

Ciertos tipos de similitudes que a primera vista parecen indicar una conexión de parentesco posteriormente no desempeñan ningún papel en la estimación de las relaciones de un cladograma. Por ejemplo, los conos femeninos de las cicas, los pinos y el abeto de Douglas parecen similares, pero esta semejanza es tan sólo superficial. En las cicas cada escama del cono es una hoja simple y modificada portadora de semillas; sin embargo, en las coníferas cada cono es de una estructura compleja, tal como se discutió en el Capítulo 18. Los conos de las cicas y de las coníferas, por lo tanto, no parecen haber evolucionado de un antepasado común y no pueden ser utilizados para definir un grupo cladístico; se dice que son caracteres *análogos*. La similitud superficial que presentan se debe a una *evolución convergente* (ver página 443). En contraste, los conos femeninos de los pinos y del abeto de Douglas son homólogos y pueden ser utilizados para definir un grupo cladístico de coníferas.

Otra causa posible de confusiones al establecer las similitudes resulta de la adopción de criterios demasiado estrictos en cuanto a determinadas homologías. Por ejemplo, *Lycopodium*, *Equisetum* y los helechos presentan esporas libres (esto es, dispersan sus esporas en lugar de retenerlas en el esporofito progenitor); sin embargo este carácter no puede ser utilizado para definir un grupo cladístico ya que las esporas de tales plantas también resultarían homólogas con parte de la

29-5
Relaciones filogenéticas entre cuatro divisiones actuales de gimnospermas y las angiospermas.



debería haber originado a todos los espermatófitos. En este ejemplo existen dos homologías: la posesión de esporas por un lado y la posesión de megásporas transformadas en semillas por otro; estos dos caracteres definen dos grupos cladísticos, uno de los cuales es un subgrupo del otro. Las plantas vasculares que forman esporas libres no forman un grupo cladístico por sí mismas.

Utilizando el tipo de análisis que hemos explicado, que se conoce con el nombre de *análisis filogenético* o *cladístico*, el problema de reconocer los antepasados de las angiospermas (que todavía no se han descubierto o que puede que no se hayan conservado registros fósiles) se deja de lado. En su lugar, el objetivo consiste en definir los principales grupos cladísticos de espermatófitos y establecer sus relaciones en términos de la existencia de antepasados comunes en fechas relativamente recientes.

Los espermatófitos actuales forman el mejor grupo de partida para iniciar estos análisis, ya que por lo general se conocen mucho mejor que sus parientes fósiles. Recientemente se ha sugerido un cladograma de los espermatófitos que se muestra en la Figura 29-5. A partir de él queda claro que las gimnospermas no forman un grupo cladístico, y que los únicos caracteres que podrían definir a las gimnospermas como tal seguramente deberían incluir a las angiospermas. En efecto, las gimnospermas son meramente lo que queda del grupo de los espermatófitos una vez que se ha diferenciado el grupo de las angiospermas.

Después del análisis de las plantas actuales, el paso siguiente es incorporar lo que se conoce de los espermatófitos fósiles. Aunque muchos vegetales fósiles pueden incluirse en grupos que se conocen por sus miembros vivientes, otros forman parte de grupos extintos. Estos grupos cladísticos extinguidos pueden proporcionar claves muy importantes para reconocer homologías y ser en extremo útiles para clarificar las ideas acerca de las relaciones evolutivas. En la Figura 29-6 se muestran dos cladogramas recientemente propuestos que expresan las relaciones entre los principales grupos de espermatófitos fósiles y actuales. Seguramente estos esquemas deberán ser redefinidos con la futura investigación en el tema, especialmente si se descubren nuevos datos sobre los principales grupos de plantas extinguidas; sin embargo, los cladogramas indican la posición de las angiospermas corrientemente aceptada en el patrón general de la evolución.

La radiación evolutiva de las Angiospermas

Daniel Axelrod, un paleobotánico de la Universidad de California, en Davis, sugirió hace unos años que la evolución temprana de las angiospermas pudo haber tenido lugar en regiones alejadas de las partes bajas de las cuencas donde normalmente abundan los registros fósiles. En las colinas y tierras altas de las zonas tropicales, las angiospermas pudieron haber evolucionado

malaya. Australia empezó a separarse de la Antártida hace unos 55 millones de años; pero su separación no se hizo completa hasta hace muy poco.

En las regiones interiores de la zona oeste de Gondwana, formadas por los actuales continentes de Sudamérica, Africa, Australia y la Antártida, las angiospermas se

hecho que favoreció la extensión de las plantas propias de comunidades áridas. Debido a que el extremo norte de Australia se acercó lo suficiente a Asia, alcanzó el verdadero clima tropical con lo que se produjo una

29-6
(a) y (b) son dos posibles esquemas de las relaciones filogenéticas entre las divisiones de espermatófitos actuales y algunos grupos relacionados. Estos cladogramas fueron preparados por Peter Crane, del "Field Museum of Natural History" de Chicago.

hacia una variedad de formas que posteriormente tendrían pocas probabilidades de mantenerse en registros fósiles. Desde el punto de vista de Axelrod, al invadir las angiospermas las tierras bajas, hace unos 120 millones de años, éstas asumieron el papel dominante en la vegetación mundial.

Las angiospermas primitivas poseían muchos caracteres adaptativos que las hacían particularmente resistentes a la sequía y a las bajas temperaturas. Entre ellos se encuentran las hojas endurecidas, normalmente de tamaño reducido, las tráqueas (células conductoras de agua muy efectivas), y unas semillas con cubierta seminal dura y resistente que protegía al embrión de la desecación. Estos caracteres que hicieron a las angiospermas particularmente resistentes a la sequía y al frío no se encuentran en todos los grupos de angiospermas, ni están restringidos a ese grupo, pero ciertamente han influido de manera importante en la diversificación de la división.

Existen varios otros factores que parecen haber sido importantes en el inicio y continuación de la evolución de las angiospermas, que discutiremos con mayor detalle a lo largo de este capítulo. La evolución de los elementos de los tubos cribosos presumiblemente hizo posible el transporte más eficiente de los azúcares por el floema, así como las tráqueas fueron más eficientes que las traqueidas en el xilema. Quizá de mayor importancia, los efectivos sistemas de polinización y dispersión de semillas característicos del grupo permitieron a los distintos miembros la supervivencia de modo aislado en diferentes tipos de hábitats. Asimismo, la enorme diversidad de sustancias químicas de las especies del grupo, por ejemplo distintos tipos de defensas contra enfermedades y animales herbívoros, también ha sido de gran importancia, como veremos más adelante. Estos y otros caracteres están implicados directamente en el hecho de que, en comparación con otras plantas, las angiospermas se reproducen más rápida y eficientemente.

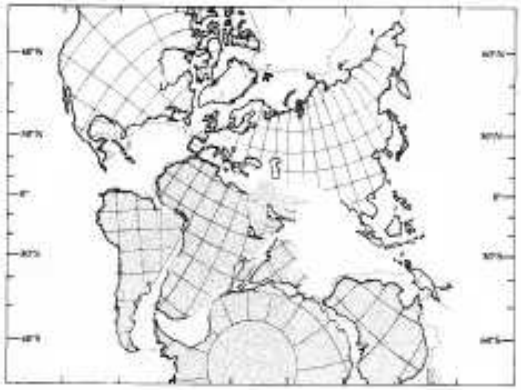
Una innovación notable de las angiospermas fue la adquisición del carácter de caducidad. Existen algunas gimnospermas caducas, por ejemplo el alerce y el ciprés de los pantanos, pero son muy pocas en relación al tamaño global del grupo de gimnospermas. En contraste, muchos grupos de angiospermas son caducifolios. El carácter de caducidad parece haberse desarrollado por primera vez en las áreas tropicales que experimentan una sequía periódica. Los descendientes de estas plantas caducas se extendieron hacia el norte, donde se daban períodos tan fríos durante el año que no permitían la disposición de agua para el crecimiento. Otras modificaciones de las características de las angiospermas, tales como la aparición de plantas herbáceas perennes y ocasionalmente anuales, permitieron la supervivencia de las mismas en condiciones más extremas que aquellas en que vivían sus progenitores leñosos. Todas estas adaptaciones fueron de particular importancia en un mundo en el que los rigores climáticos se acentuaron durante los últimos 50 millones de años –el período más importante en la evolución de las angiospermas.

Hace unos 125 millones de años –cuando aparece el primer registro fósil de polen de angiospermas– África y Sudamérica estaban directamente unidas una a la otra, y éstas con la Antártida, India y Australia, formando un gran continente en el hemisferio Sur llamado Gondwana (Figura 29-7). África y Sudamérica empezaron a separarse hacia esta época, formando la región sur del Océano Atlántico, pero no completaron su separación en las regiones tropicales hasta hace unos 90 millones de años. India empezó a moverse hacia el norte aproximadamente al mismo tiempo y colisionó con el continente asiático hace unos 45 millones de años, originando la cadena montañosa del Hi-

por las actuales continentes de Sudamérica y África, los distintos hábitats áridos a subhúmedos, propuestos por Axelrod y otros científicos como importantes sitios de la evolución temprana de las angiospermas, podrían haber estado bien representados. Con la separación final de estos dos continentes, al mismo tiempo que las angiospermas se hicieron abundantes en los registros fósiles de todo el mundo, el clima mundial cambió drásticamente. Esto ocurrió especialmente en las regiones tropicales, que se volvieron más moderadas, con valores de temperatura y humedad menos extremos. Se cree que estos cambios están relacionados con el éxito evolutivo de las angiospermas primitivas, que incrementaron progresivamente su dominio en toda la flora mundial.

Cuando India y Australia estaban situadas en el extremo sur del hemisferio, abundaba en ellas una vegetación típica de climas templados fríos. Ciertos grupos de plantas y animales eran compartidos por la región sur de Sudamérica y la región sudeste de Australia-Tasmania en aquellos tiempos, que habían alcanzado su área de distribución mediante migraciones a través de la Antártida mucho antes de la glaciación del continente, que ocurrió hace unos 20 millones de años (Figura 29-8). Durante la migración de Australia hacia el norte en los últimos 55 millones de años, ésta alcanzó la gran franja de aridez que flanquea los trópicos, invasión de plantas y animales característicos de Asia tropical. Sin embargo, en gran medida las plantas y animales característicos de Asia y Australia han permanecido en regiones geográficas distintas, y la línea imaginaria que separa cada una de las áreas de influencia se conoce con el nombre de "línea de Wallace", tomado de Alfred Russel Wallace un naturalista pionero en el estudio de estas regiones. (Wallace también es recordado como el joven que propuso la teoría de la evolución por selección natural al mismo tiempo que lo hizo Charles Darwin.) Las plantas y animales originarios del clima templado-frío de Australia han sobrevivido en el extremo sudeste del continente, en Tasmania y en Nueva Zelanda, que se separó del complejo Australia-Antártida hace unos 80 millones de años y migró hacia el nordeste.

La flora y la fauna originales de la India no siguieron tan buen camino, y tan solo algunas de las especies sobreviven actualmente. La India se movió mucho más lejos que Australia, cruzando la región árida del sur, los trópicos y la región árida del norte durante este proceso. Como consecuencia de ello, casi la totalidad de la flora y fauna originales se extinguió; y en su momento fueron sustituidas por floras y faunas propias de regiones áridas, tropicales y de regiones montañosas procedentes de Eurasia.



29-7
Relaciones existentes entre las regiones meridionales de la Tierra en el momento que se detectaron por primera vez las angiospermas en el registro fósil. A mediados del período Cretácico, hace unos 100 millones de años, Sudamérica estaba directamente conectada con África, Madagascar, India, y, a través de la Antártida, con Australia. Estas masas continentales, indicadas en color, formaban un gran continente llamado Gondwana.

(a)

(b)

29-8
(a) Esta haya del sur (Nothofagus menziesii) que crece en el valle Upper Caples, al sur de Nueva Zelanda, es una especie relictual de los bosques de clima frío que se extendieron por Sudamérica, Antártida, Australia y Nueva Zelanda desde hace unos 80 millones de años hasta hace unos 30 millones, y que se han ido progresivamente perdiendo hasta la actualidad. (b) En esta fotografía se muestra la palmera Nypa fruticans creciendo en los márgenes de una zona pantanosa. Hace unos 40 a 50 millones de años, cuando África y Sudamérica se encontraban en contacto, Nypa se hallaba distribuida ampliamente por todas las regiones cálidas del planeta. Su área de distribución se ha visto progresivamente restringida y en la actualidad se encuentra confinada al sudeste asiático, el norte y nordeste de Australia y a algunas islas del Pacífico.

LA EVOLUCIÓN DE LA FLOR

Las piezas florales

La única característica que diferencia a las angiospermas del resto de los grupos es la flor, una estructura que ya ha sido tratada ampliamente en el Capítulo 18. Tal como se apuntó anteriormente, la flor es un brote especializado que lleva diversos apéndices de naturaleza foliar; la relación de las distintas piezas florales con las hojas de que provienen se discutirá en las páginas siguientes. Muchas de las ideas adoptadas acerca de la evolución de la flor se basan en un estudio comparativo de las formas actuales, aunque las flores fósiles, a medida que se han ido descubriendo nuevas, han sido de importancia creciente en el estudio de la evolución de las angiospermas.

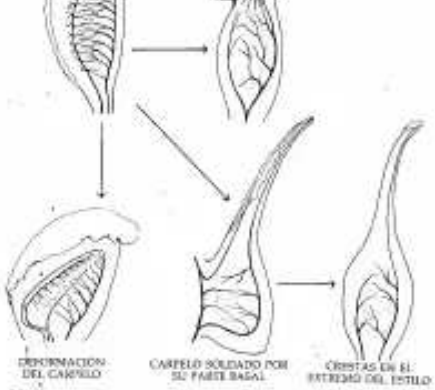
El carpelo

En su forma más primitiva, el carpelo es una hoja plegada. Según muestra la Figura 29-9, en algunas formas comunes de carpelos no existe una área especializada en la captura de los granos de polen. Los dos márgenes de la hoja plegada están cubiertos de pelos estigmáticos. Este carpelo plegado encierra a los óvulos, que se localizan en la superficie interna. En todas las angiospermas actuales los carpelos son cerrados, aunque esta característica se muestra en distinto grado en los diferentes grupos. Las angiospermas primitivas poseen extensas superficies estigmáticas en las aristas de sus carpelos. Las angiospermas más evolucionadas, que incluyen a casi todas las actuales, presentan un estigma mucho menor que se sitúa muy por encima del ovario, sobre un estilo.

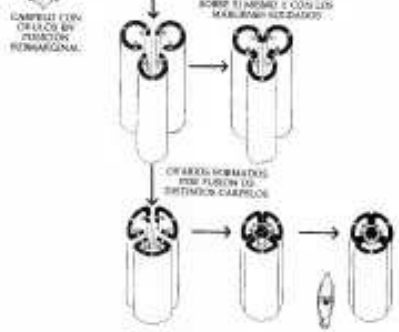
Los óvulos, situados en las angiospermas primitivas probablemente en hilera a lo largo de la superficie interna del carpelo y próximos a los márgenes, con el tiempo adquirieron diversas disposiciones más especializadas. Las angiospermas más primitivas tienen muchos óvulos mientras que las más recientes tienen relativamente pocos. El gineceo de la flor de las angiospermas primitivas contenía varios carpelos aislados, que con el tiempo se redujeron en número, se fusionaron, o ambas cosas a la vez durante el proceso de la especialización evolutiva (Figura 29-10).

El androceo

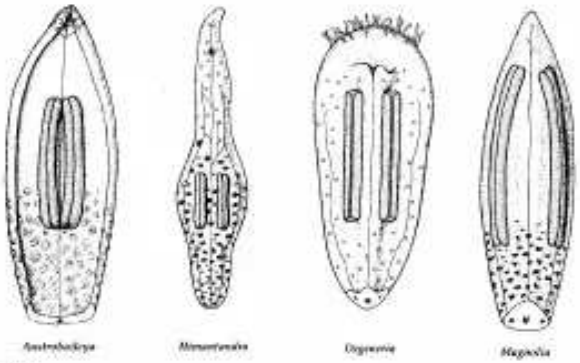
Aunque los estambres de las plantas actuales (véase por ejemplo la Figura 18-39, en la página 355) raramente se asemejan a hojas, es posible encontrar estambres de naturaleza foliar dentro de las magnolias y sus parientes cercanos. Como éstos, los estambres primitivos podían haber tenido forma de hoja con esporangios en la zona central de la lámina foliar (Figura 29-11). De acuerdo con una teoría, la hoja se diferenció en un pie estrecho (el filamento) con los esporangios en la zona apical.



29-9
Algunos cambios producidos durante la evolución del carpelo en las angiospermas. El carpelo primitivo es conduplicado, es decir, se encuentra doblado sobre sí mismo a lo largo de su eje longitudinal. La hoja doblada encierra a los óvulos en su cara interna. Los márgenes no están fusionados y no existe una superficie estigmática diferenciada, aunque se puede encontrar un gran número de pelos estigmáticos en la cresta o márgenes del carpelo. En los carpelos más evolucionados los márgenes se encuentran soldados completamente y la superficie estigmática se localiza en la cresta.



29-10
Probable desarrollo evolutivo del gineceo.



29-11
Estambres de angiospermas primitivas. En estas plantas leñosas las anteras se encuentran en la cara inferior o la superior de microsporofilos. Los ejemplos del primer caso, microsporofilos de Himantandra y Degeneria, se muestran en una visión inferior en la figura; mientras que los ejemplos del segundo caso, microsporofilos de Austrobaileya y Magnolia, se muestran en la figura en su visión superior. En la mayoría de las angiospermas actuales los estambres ponen mucho menos tejido estéril que en el caso de las angiospermas primitivas, y las anteras se encuentran en posición apical sobre un delgado filamento. No todos estos estambres son de naturaleza foliar. Estas diferencias no son fáciles de explicar, y han llevado a la hipótesis de que los estambres de naturaleza foliar como los que se muestran en la figura pueden haber derivado de la fusión de ramas o sistemas ramificados con esporangios terminales.

LAS ANGIOSPERMAS PRIMITIVAS Y SUS FLORES

Archaeanthus linnenbergeri, el único miembro conocido de una familia extinta de angiospermas, se desarrolló en la región que actualmente es la zona central de Kansas, hace probablemente una planta caduca, y parece haber sido un pequeño árbol o arbusto. En su morfología floral general, se asemeja a los miembros actuales del grupo de familias

Una teoría alternativa, que también resulta atractiva, sostiene que los estambres se derivaron de ramas esbeltas que portaban los esporangios en posición terminal. Las ramas gradualmente se fusionaron y, en algu-

sentan similitud con las hojas. Por tanto, se considera que los sépalos han derivado directamente de hojas.

En algunas familias, como por ejemplo los nenúfares, los pétalos parecen asimismo haber evolucionado a

unos 95 a 98 millones de años, a mediados del período Cretácico. Al mismo tiempo que *Archaeanthus* florecía en lo que fueran las planicies costeras subtropicales de Kansas, los dinosaurios eran también abundantes en la misma región. Sus robustas flores tenían un eje alargado que llevaba unos 100 a 130 folículos dispuestos helicoidalmente que producían cada uno de ellos de 10 a 18 semillas. La flor poseía un perianto con tres piezas externas y otras seis o nueve más internas; los estambres eran muy numerosos y se disponían de forma helicoidal. *Archaeanthus* fue relacionadas con las Magnoliaceae (Figura 29-11).

a) Registro fósil del brote reproductivo. b) Hoja fósil. c) Reconstrucción de una rama floral. d) Reconstrucción de una rama con frutos. La reconstrucción que mostramos en estas figuras se basa en los estudios realizados por David Dilcher, de la Universidad de Indiana, y fueron dibujados por Megan Rohr. Estudios detallados realizados por Dilcher y sus colaboradores han revelado un interesante aspecto acerca de la naturaleza de las angiospermas primitivas y sus flores.

(a)

(c)

(b)

(d)

En algunas flores especializadas, los estambres se fusionaron con el tiempo, del mismo modo como ocurriera con los carpelos. Los estambres podían fusionarse entre sí formando estructuras columnares, como ocurre en las familias del guisante, el melón, la malva (véase Figura 29-13d) y las compuestas, o bien fusionarse con la corola, como ocurre en las familias del *Phlox*, la boca de dragón y la menta.

En algunas flores evolucionadas, algunos estambres se han convertido secundariamente en piezas estériles; esto es, han perdido los sacos polínicos y se han transformado en estructuras especiales tales como nectarios –glándulas productoras de néctar, una sustancia azucarada que atrae a los organismos polinizadores y les sirve de alimento. (Es importante destacar, sin embargo, que muchos nectarios no proceden de estambres modificados, sino de otras partes de la flor.) Los estambres han influido también en la evolución de los pétalos, como veremos más adelante.

El perianto

El perianto consiste en el conjunto de sépalos y pétalos. Los sépalos de muchas flores son verdes y con capacidad fotosintetizadora. Debido a esto, y al hecho de que poseen el mismo número de haces vasculares que las hojas del resto de la planta (a menudo, pero no siempre, más de uno), podemos decir que los sépalos pre-

to, cada una de ellas perfectamente individualizada. Además, cada una de las piezas de la porción terminal del brote floral, o receptáculo, presenta una disposición helicoidal evidente. El receptáculo alargado y la natu-

Ejemplos de familias especializadas

Entre las flores más especializadas evolutivamente, se encuentran las correspondientes a la familia Asteraceae (Compositae), dicotiledóneas, y las Orchidaceae, mo-

En las flores de las compuestas los estambres quedan reducidos a cinco, y normalmente se encuentran fusionados entre sí (coalescentes) y unidos a la corola (adnatos). Los pétalos, también cinco, se hallan unidos entre

En algunas flores especializadas, los estambres se fusionaron con el tiempo, del mismo modo como ocurriera con los carpelos. Los estambres podían fusionarse entre sí formando estructuras columnares, como ocurre en las familias del guisante, el melón, la malva (véase Figura 29-13d) y las compuestas, o bien fusionarse con la corola, como ocurre en las familias del *Phlox*, la boca de dragón y la menta.

En algunas flores evolucionadas, algunos estambres se han convertido secundariamente en piezas estériles; esto es, han perdido los sacos polínicos y se han transformado en estructuras especiales tales como nectarios –glándulas productoras de néctar, una sustancia azucarada que atrae a los organismos polinizadores y les sirve de alimento. (Es importante destacar, sin embargo, que muchos nectarios no proceden de estambres modificados, sino de otras partes de la flor.) Los estambres han influido también en la evolución de los pétalos, como veremos más adelante.

El perianto

El perianto consiste en el conjunto de sépalos y pétalos. Los sépalos de muchas flores son verdes y con capacidad fotosintetizadora. Debido a esto, y al hecho de que poseen el mismo número de haces vasculares que las hojas del resto de la planta (a menudo, pero no siempre, más de uno), podemos decir que los sépalos pre-

Tendencias evolutivas de la flor

Un ejemplo de flor actual que podría asemejarse en su estructura a una flor primitiva es el caso de la magnolia (Figura 29-12). La flor de la magnolia está integrada por numerosos carpelos, estambres y piezas del perian-

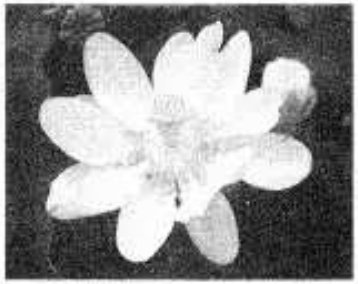
(a)

(b)

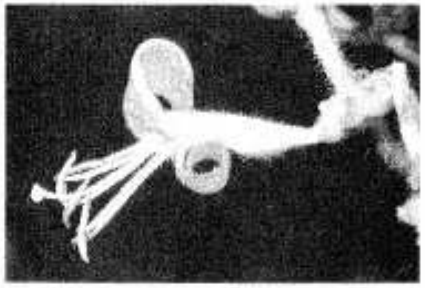
(c)

29-12
Estructura floral de Magnolia grandiflora. Al receptáculo en forma de cono están unidos numerosos carpelos dispuestos de forma helicoidal, cada uno de los cuales posee un estigma corto. Debajo de los estilos en (a) y (b) se encuentran los estambres, de color cremoso. (a) El corte de una flor inmadura revela los estigmas receptores del polen; las anteras todavía no han liberado el polen. (b) Vástago de una flor que lleva abierta dos días: los estigmas ya no son receptivos, mientras que los estambres se encuentran liberando polen. (c) Fruto con carpelos y semillas rojas, cada una de las cuales se suspende de un largo pie que emerge del carpelo.

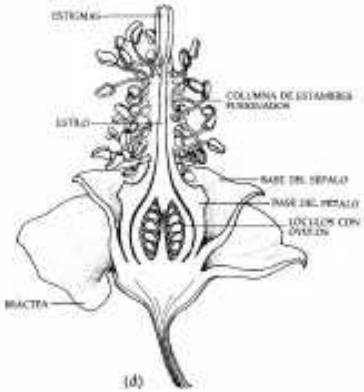
(a)



(b)



(c)



(d)

29-13
Ejemplos de flores especializadas. (a) Chimaphila umbellata. *Presenta una reducción a cinco sépalos (no visibles en la fotografía), cinco pétalos, diez estambres y cinco carpelos fusionados en un solo gineceo con un estigma.* (b) *Loto americano* (Nelumbo lutea). *Posee numerosos pétalos y sépalos indiferenciados, y numerosos estambres. Todos ellos se encuentran en disposición helicoidal. Los carpelos se hallan fusionados en un gineceo compuesto.* (c) *Madreselva de chaparral* (Lonicera hispidula). *El ovario es ínfero y posee dos o tres lóculos. Los sépalos se han reducido a pequeños dientes en su extremo. Los pétalos se encuentran fusionados formando una corola tubular zigomórfica (con simetría bilateral), y los cinco estambres emergen del tubo de la corola, al cual se encuentran soldados en su cara interna. El estilo es más largo que los estambres y el estigma se encuentra por encima de ellos; un animal polinizador que llegue a la flor contactará en primer lugar con el estigma con lo que, si transporta polen de otra flor, depositará el polen en el estigma antes de que alcance los estambres. Los frutos de esta especie se muestran en la Figura 29-46c.* (d) *Diagrama de la flor del algodonero* (Gossypium), *en el que se muestra la columna de estambres fusionados alrededor del estilo.*

pueden ser (1) tubulares o flósculos, que suelen formar la parte central del capítulo y (2) liguladas, que se sitúan de forma radial en la periferia. Las flores liguladas externas suelen poseer carpelos, sin embargo, en algunas ocasiones son completamente estériles. En al-

orquídeas los tres carpelos se encuentran fusionados y, como ocurre en las compuestas, el ovario se encuentra en posición ínfera (Figura 29-15). Sin embargo, y a diferencia de las compuestas, cada ovario contiene mu-

Asteraceae

En las Asteraceae (o compuestas), las flores epíginas, relativamente pequeñas se encuentran fuertemente apiñadas en un capítulo. Cada una de las minúsculas florecillas tiene un ovario ínfero compuesto de dos carpelos fusionados con un único óvulo en un lóculo (Figura 29-14).

si y al ovario, y los sépalos no existen o bien quedan reducidos a una serie de pelos o escamas que reciben el nombre de *vilano*. El vilano a menudo sirve para la dispersión por el viento, como ocurre en el familiar diente de león, un miembro de la misma familia (Figura 29-14c; véase también la Figura 29-42). En otras especies de esta familia, como en el género *Bidens*, el vilano puede ser barbulado, lo que permite al fruto que pueda adherirse a cualquier parte de un animal que circule cerca y así mejorar las opciones de dispersión de un lugar a otro. En muchas especies de la familia Asteraceae, cada capítulo incluye dos tipos de flores; éstas

(a)

(b)

(c)

(d)

29-14
Compuestas (familia Asteraceae).
(a) *Diagrama de la organización de una inflorescencia en capítulo de las especies de esta familia. Las flores individuales se encuentran subordinadas a la organización global del capítulo, que para atraer a los organismos polinizadores actúa como una única flor de grandes dimensiones.* (b) Cirsium pastoris. *Los miembros de este grupo de los cardos poseen tan sólo flores tubulares o flósculos. Esta especie en particular, de flores rojas, es visitada frecuentemente por colibríes, que son los principales polinizadores de esta planta.* (c) *Achicoria, un pariente silvestre cercano del diente de león* (Taraxacum). *Los capítulos propios del grupo de las achicorias (el grupo de compuestas al que pertenecen el diente de león y sus parientes) no poseen flores tubulares; sin embargo, las flores liguladas del margen son, a menudo, de dimensiones mayores.* (d) Girasol, Helianthus annuus.

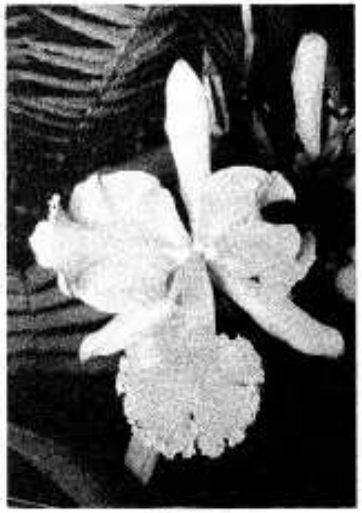
algunas especies de esta familia, como por ejemplo los girasoles, las margaritas y las *Rudbeckia*, la corola de cada flor ligulada o externa adquiere el aspecto de un "pétalo" largo y acintado.

Por lo general, el capítulo de las compuestas tiene el aspecto de una única flor. Sin embargo, a diferencia de muchas flores simples, el capítulo madura en un período de varios días, de modo centrípeto, abriéndose las flores individualmente en espiral. Como consecuencia de ello, los distintos óvulos de un mismo capítulo pueden ser fertilizados por distintos pólenes. El éxito de esta estrategia se ve refrendado por la gran abundancia de especies de la familia, que, con 22.000 representantes, es probablemente la familia más numerosa de las angiospermas.

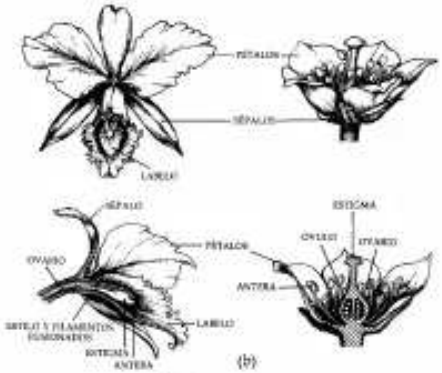
Orchidaceae

Otro esquema floral exitoso es el correspondiente a las orquídeas (Orchidaceae), que a diferencia de las compuestas, son plantas monocotiledóneas. Existen como mínimo unas 17.000 especies de orquídeas, aunque la posición de muchos de los géneros está deficientemente establecida. En cualquier caso, esta familia es una de las más numerosas. La mayoría de las especies son tropicales; a modo de ejemplo, tan sólo unas 140 son originarias de Estados Unidos y Canadá. En las chos miles de diminutos óvulos; como consecuencia de ello, cada polinización puede resultar en la producción de un número elevado de semillas. Normalmente sólo cuentan con un estambre (en la subfamilia Cipripedioideas existen dos), que se encuentra fusionado de manera característica con el estilo y el estigma en una única estructura compleja que recibe el nombre de *columna*. La totalidad del contenido de una antera se dispersa unitariamente en una masa de granos de polen denominada *polinio* (véase Figura 29-26b). Los tres pétalos están modificados de tal modo que los dos laterales forman unas alas y el tercero una estructura en forma de copa labiada, a menudo de gran tamaño y muy vistosa. Los sépalos, también en número de tres, son a menudo coloreados y similares en apariencia a los pétalos. La flor en conjunto es siempre de simetría bilateral, y a menudo de apariencia muy estrafalaria.

Entre las distintas especies de orquídeas podemos encontrar individuos con flores del tamaño de la cabeza de un alfiler hasta algunos con flores de más de 20 centímetros de diámetro. Diversos géneros incluyen especies saprofíticas; dos especies australianas crecen completamente enterradas, sus flores emergen del suelo para ser polinizadas por moscas (Figura 29-16). En la producción comercial de orquídeas se realizan *clones* de plantas a partir del tejido meristemático, de manera que pueden producirse miles de plantas idénticas de manera rápida y eficiente. Existen más de 60.000 híbri-



(a)



29-15
(a) *Una orquídea del género* Cattleya. *Las orquídeas son una de las familias más especializadas de las monocotiledóneas.* (b) *Comparación de las piezas florales de una orquídea, a la izquierda, y una flor con simetría radial, a la derecha. El labelo es un pétalo modificado que sirve de plataforma de aterrizaje a los insectos.*

(a)

(b)

29-16
Rhizanthella, *una orquídea del oeste de Australia, crece totalmente enterrada. Durante la temporada seca el suelo se agrieta y deja al descubierto sus flores, que nunca sobrepasan el nivel de aquél.*

(a) *Una visión superior de las brácteas separadas de* Rhizanthella *se han retirado las hojas y el manillo que las cubrían. A través de ellas penetran los organismos polinizadores insectos.*

(b) *En esta fotografía se pueden observar una docena de flores de* Rhizanthella *rodeadas por las brácteas protectoras.*

dos registrados de orquídeas, muchos de los cuales incluyen dos géneros o más. Las vainas de las semillas correspondientes a las orquídeas del género *Vanilla* se emplean como fuente natural del aroma de vainilla (Figura 29-17).

Los factores evolutivos

Las plantas, a diferencia de muchos animales, no pueden desplazarse de un lugar a otro para satisfacer sus necesidades alimenticias, de refugio y reproductivas. En general, las plantas deben satisfacer estas necesidades mediante el desarrollo de distintas estructuras y respuestas de crecimiento. Sin embargo, las angiospermas han acumulado una serie de caracteres que, de hecho, les permiten una cierta movilidad en el momento de la reproducción; estas características se encuentran en la flor. Mediante la atracción de insectos y otros animales a través de las flores, y dirigiendo las actividades de tales animales hacia la polinización cruzada (y por tanto fertilización cruzada), hecho que se da con frecuencia, las angiospermas han trascendido de su naturaleza inmóvil, y en cierto sentido se han transformado en seres tan móviles como los animales. ¿Cómo se ha llegado a alcanzar este hecho?

29-17
Vanilla, *una orquídea de la que se extrae comercialmente la esencia de vainilla. Usada originalmente por los aztecas en lo que es actualmente México, en la actualidad se cultiva principalmente en Madagascar, otras islas de la región oeste del Océano Índico y otros lugares del Viejo Continente. El chocolate es una mezcla de cacao y vainilla. El aroma artificial de vainilla (vainillina) se está utilizando cada vez más como sustituto de la esencia natural de vainilla, que se extrae de las vainas secas y fermentadas de esta orquídea.* (a) *Flores de la orquídea* Vanilla planifolia. (b) *Polinización manual de plantas de vainilla en México; este procedimiento se lleva a cabo incluso con las plantas silvestres para asegurar una buena cosecha de las cápsulas de las que se extrae la vainilla.*

(a)

(b)

AUTOINCOMPATIBILIDAD GENÉTICA

Mediante la recombinación de los genes de distintos individuos, la reproducción sexual da lugar a la variabilidad

grano de polen lleva un gen que es distinto de cualquiera de los dos existentes en el estigma entonces se permite la polinización

de papilas, cada una de ellas capaz de capturar diversos granos de polen. La microfotografía electrónica de

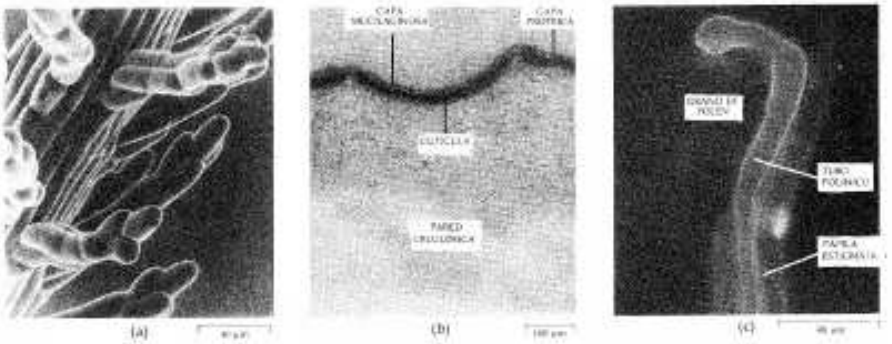
especializados en la polinización, como por ejemplo, las abejas y mariposas, que habían evolucionado con las angiospermas conjuntamente durante 50 millones de años, se hicieron mucho más abundantes y

de las polinizaciones familiares, proporcionándose el potencial para adaptarse a los cambios en el ambiente a través de las modificaciones evolutivas que se dan de manera progresiva. Las plantas que normalmente se autopolinizan pierden parte de este potencial. En los primeros tiempos de la evolución de las angiospermas, muchas familias desarrollaron diversos mecanismos para obligar la polinización cruzada, aún cuando las flores fueran hermafroditas o ambos tipos de flores, masculinas y femeninas, se encontraran en la misma planta.

Entre las familias actuales de angiospermas se encuentran dos mecanismos básicos que promueven la polinización cruzada. En el primero de ellos y más común, presente en grupos de importancia económica como son los cereales y las leguminosas, el comportamiento del grano de polen viene determinado por su genotipo (haploide). Si aquel lleva consigo un gen de incompatibilidad que resulta idéntico a alguno de los dos alelos de los loci correspondientes en el estigma y estilo, entonces la entrada del grano de polen se hace imposible. Si por el contrario el

En el segundo tipo de incompatibilidad, descubierto en las familias de las crucíferas (Brassicaceae) y las compuestas (Asteraceae), el comportamiento del grano de polen se ve directamente influenciado por las características genéticas del progenitor del grano de polen, pero no por éste último; en otras palabras, el sistema de control se basa en la correspondencia entre dos tipos de tejidos diploides. En ambos sistemas, el tipo de "combinación" que se dé en el locus de la incompatibilidad determina la aceptación o el rechazo.

Aunque desde el punto de vista fisiológico todavía queda mucho por conocer de estos mecanismos, se sabe que dependen de las reacciones de "reconocimiento" que se producen entre proteínas de incompatibilidad específicas que se encuentran en los granos de polen y en los estigmas o estilos. En las gramíneas, la reacción a menudo se lleva a cabo en la superficie del estigma. La microfotografía electrónica de barrido (a) muestra parte del estigma de una flor de *Dactylis glomerata*. El estigma posee un gran número



Los espermatófitos primitivos –varios grupos de gimnospermas– eran de polinización pasiva. El polen era transportado por el viento y la fecundación tenía lugar por simple casualidad. Los óvulos, que se encontraban sobre las hojas o no en los conos, secretaban a través de sus micrópilos pequeñas gotas pegajosas de savia. Estas gotas servían para capturar los granos de polen y dirigirlos hacia el micrópilo, como ocurre en la actualidad con las modernas gimnospermas. Los insectos, probablemente coleópteros (véase Figura 29-1), al alimentarse de la savia y la resina de ramas y hojas se encontraron con el elevado contenido proteico de los granos de polen y los exudados de los óvulos. Una vez que estos insectos empezaron a acudir regularmente a explotar las nuevas fuentes de alimento, como consecuencia de sus visitas transportaban el polen de una planta a otra. Este sistema habría sido mucho más eficiente que la polinización pasiva por el viento que se dio en las primeras etapas.

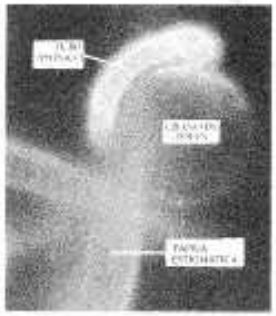
Cuanto más atractivas resultaban las plantas a los insectos, tanto más eran visitadas, y la producción de semillas se veía aumentada. Cualquier cambio en el fenotipo que hubiera incrementado la frecuencia de las visitas o las hubiera hecho más eficientes ofrecía de inmediato una gran ventaja selectiva. A continuación se desarrollaron diversos e importantes hechos evolutivos. Por ejemplo, las plantas con flores que proporcionaban nutrientes especiales a sus polinizadores tenían una ventaja selectiva. Además de las partes comestibles de las flores, el polen y los exudados de los óvulos, las plantas desarrollaron en sus flores los *nectarios*, secretores de *néctar*, una sustancia azucarada muy nutritiva, que proporcionaba la energía necesaria para los insectos y otros animales.

excrementos y carroña. En los coleópteros el sentido del olfato está mucho más desarrollado que la vista, y así las flores polinizadas por coleópteros suelen ser blancas o de colores pálidos pero de olores fuertes

Flores polinizadas por abejas, avispas y moscas

Las abejas forman el grupo de animales polinizadores más importante, responsables de la polinización de

transmisión (b) muestra un corte transversal de la pared de una papila de otra gramínea, el centeno (*Secale cereale*). En la parte externa de la cutícula existen otras dos capas, la más interna se compone de materiales pécticos mucilaginosos mientras que la externa es de naturaleza proteica. La respuesta a la incompatibilidad se pone de manifiesto cuando el extremo del tubo polínico entra en contacto con la capa externa, o poco después. Las dos microfotografías restantes (c y d), tomadas con el microscopio de fluorescencia, muestran los estigmas de *Alopecurus pratensis* teñidos con un colorante fluorescente que tiñe un polisacárido de la pared llamado calosa. En (c) la polinización es del tipo compatible y puede apreciarse el crecimiento del tubo polínico hacia el ovario después de penetrar por el estigma. Sin embargo en (d) la polinización es incompatible; poco después de que el tubo polínico entrara en contacto con la superficie proteica, su crecimiento se ha detenido y el tubo se ha rellenado de calosa, lo que indica que éste ha sido rechazado.



La atracción de los insectos por parte de las flores trajo consigo un nuevo problema: la protección del óvulo de los insectos depredadores. La evolución del carpelo cerrado sería una consecuencia de aquel hecho. Posteriores cambios que se dieron en la flor, como la evolución del ovario ínfero, puede que hayan supuesto medidas adicionales para proteger los óvulos de la depredación de los insectos polinizadores.

Otro avance importante fue la flor hermafrodita. La presencia de carpelos y estambres en la misma flor (en comparación, por ejemplo, a los conos masculinos y femeninos aislados de las coníferas) sirvió para aumentar la efectividad de la visita de cada polinizador, pues de esta manera podía al mismo tiempo recoger polen y dejarlo en cada flor.

En los primeros tiempos del período Terciario, hace unos 40 a 60 millones de años, los grupos de insectos

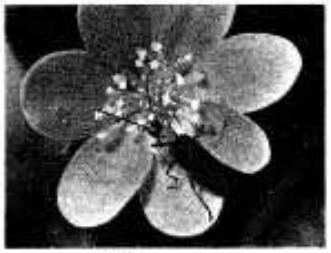
diversos. El crecimiento y diversificación de estos grupos de insectos estuvo directamente relacionado al incremento de diversidad de las angiospermas. A su vez, los insectos influyeron profundamente en el curso evolutivo de las angiospermas y contribuyeron en gran medida a su diversificación.

Si una especie vegetal dada es polinizada por uno o unos pocos organismos polinizadores, tiende a especializarse en relación a las características de esos visitantes. Muchas de las modificaciones evolutivas que se han dado en las flores de las angiospermas han consistido en adaptaciones especiales para promocionar la constancia de las visitas de los polinizadores a las flores.

A continuación se describen algunas de las modificaciones especiales que han sufrido las flores en respuesta a organismos polinizadores específicos en el curso de la evolución.

Flores polinizadas por coleópteros

Algunas especies actuales de angiospermas son polinizadas exclusivamente por coleópteros o en mayor grado que por otros organismos (Figura 29-18, véase también Figura 29-1). Existen dos grupos de plantas polinizadas por coleópteros: en el primero de ellos las flores suelen ser grandes y aisladas, como por ejemplo las magnolias, algunos lirios, *Eschscholzia californica* y rosas silvestres; otras pueden ser pequeñas y agregadas en una inflorescencia, como por ejemplo los cornejos, saúcos y *Spiraea*. Muchas especies de la familia Apiaceae también se encuentran dentro de este grupo (véase la Figura 29-1a). Los miembros de unas 16 familias de coleópteros son visitantes frecuentes de estas flores, aunque por lo general, estos organismos obtienen su alimento de otras fuentes, por ejemplo savia, frutos,



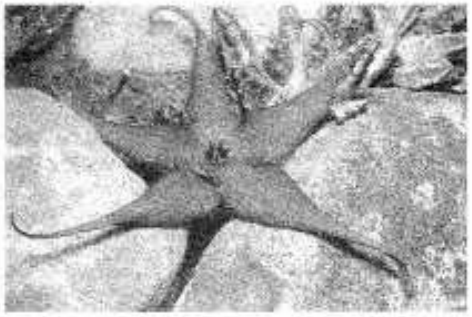
29-18
Un coleóptero devorador de polen (Asclera ruficollis) *en la flor de una hepática* (Hepatica americana). *Todas las especies de esta familia de coleópteros* (Oedemeridae) *se alimentan obligatoriamente de polen cuando son adultos.*

29-20
Las abejas se han especializado tanto como las flores con las que han coevolucionado. Sus piezas bucales se han fusionado para formar un tubo

(Figura 29-19a). Los olores suelen ser de frutas, de especias, o bien de productos fermentados, con lo que se diferencian de los olores dulces de aquellas flores polinizadas por abejas y mariposas nocturnas y diurnas. Algunas flores segregan néctar; en otros casos los coleópteros se alimentan directamente de los pétalos o de estructuras nutritivas especiales (grupos de células en la superficie de varias estructuras florales) al mismo tiempo que se nutren del polen. La mayoría de las flores polinizadas por coleópteros poseen los óvulos muy escondidos en el ovario, fuera del alcance de las mandíbulas de sus organismos polinizadores.

(a)

(b)



(c)

29-19
(a) Lysichiton americanum es polinizada por pequeños coleópteros voladores de la familia Staphylinidae. Los coleópteros son atraídos gracias a un olor muy intenso. Otras especies de esta familia de plantas (Araceae) poseen olores parecidos al del pescado en descomposición o carroña, de ahí que algunas de ellas sean polinizadas por moscas carroñeras. Una de estas plantas es Symplocarpus foetidus (b). Existen algunas plantas de otras familias con olores similares también polinizadas por moscas carroñeras; Stapelia schinzii (Asclepiadaceae) (c) y sus parientes, muchos de los cuales son africanos, son buenos ejemplos de este tipo de plantas.

plantas en mayor grado que cualquier otro grupo animal. Tanto las abejas macho como las hembras se alimentan de néctar, y las abejas obreras también recolectan polen para alimentar a las larvas. Tales insectos poseen piezas bucales, pelos en el cuerpo y otros apéndices con adaptaciones especiales que les permiten recoger y transportar estos materiales nutritivos (Figura 29-20). Karl von Frisch y otros investigadores del comportamiento de los insectos han mostrado como las abejas aprenden rápidamente a reconocer los colores, los olores y las siluetas. El espectro de visión que poseen muchos insectos, incluidas las abejas, es algo distinto del humano. A diferencia de los seres humanos, las abejas perciben el ultravioleta como color, pero no el rojo, que confunden con el color de fondo.

Muchas especies de abejas –especialmente las solitarias, que constituyen la mayor parte del grupo (Figura 29-21)– son muy constantes en sus visitas a las flores. Esta constancia aumenta la eficacia de las especies particulares de abejas –o de una abeja individual, puesto que visita flores de una sola especie vegetal. En relación a esta especialización, las especies de abejas de hábitos de alimentación restringidos a menudo presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Por ejemplo, presentan pelos ásperos en el aparato captador de polen (si visitan plantas con granos de polen grandes) o piezas bucales alargadas (si toman el néctar de plantas con flores de corola tubular alargada). Cuando su constancia llega a este punto, las abejas ejercen una fuerza evolutiva enorme en la especialización de las plantas que polinizan. Existen unas 20.000 especies de abejas,

29-21
Una abeja de la familia Halictidae recolectando polen de los estambres de una flor de un cactus (Echinocereus) en Baja California, en México. Las estructuras largas de la región central de la flor son los estigmas.

succionador que contiene una lengua. El primer segmento de cada uno de los tres pares de patas posee una región de pelos en su parte interna. Los del primer y segundo par de patas actúan como cepillos que recogen el polen que se pega en el cuerpo peludo de la abeja. Los pelos del tercer par de patas forman una especie de peine que recoge el polen de los dos cepillos mencionados y también del abdomen. Desde este peine el polen se envía a unos sacos, superficies cóncavas rodeadas de pelos, que se encuentran en el segmento superior del tercer par de patas. En la figura se muestra una abeja común (Apis mellifera) alimentándose en una flor de romero (Rosmarinus officinalis). En la flor del romero, los estambres y el estigma son curvos y se encuentran por encima de la flor y entran en contacto con el tórax piloso de cualquier abeja visitante que tenga un tamaño determinado; en la fotografía se puede apreciar a las anteras depositando los granos de polen blancos en el cuerpo de la abeja.

la mayoría de las cuales tienen a las flores como fuente de alimento.

Las flores que han coevolucionado con las abejas poseen pétalos vistosos, brillantes y coloreados, normalmente azules o amarillos. A menudo presentan rasgos distintivos gracias a los cuales las abejas pueden reconocerlas de manera eficiente. Estos rasgos pueden ser, por ejemplo las "guías de miel", marcas especiales que señalan la posición de los nectarios (Figura 29-22). Estas flores nunca son rojas en su totalidad, y, como muestran algunas técnicas fotográficas especiales, a menudo presentan señales distintivas que son invisibles al hombre (Figura 29-23).

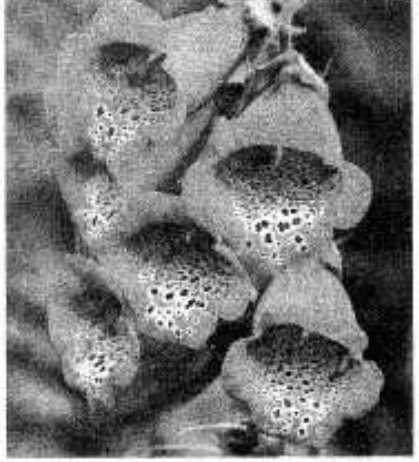
En muchas de estas flores, el nectario se sitúa de modo característico en la base del tubo de la corola y a menudo en lugares profundos, donde sólo son accesibles para los órganos bucales especializados de las

abejas, y no, por ejemplo, para las mandíbulas de los coleópteros. Muchas de ellas poseen también una especie de "plataforma de aterrizaje" para las abejas (véase Figura 29-22).

Los abejorros se encuentran dentro de los visitantes más conocidos de las flores de la zona templada del hemisferio Norte (Figura 29-24). Se trata de abejas sociales que viven en colonias. Las reinas (hembras con capacidad reproductiva) hibernan, y al llegar la primavera, ponen los huevos necesarios para establecer la nueva colonia. Los abejorros no pueden volar a menos que la temperatura de sus músculos de vuelo sobrepase los 32 °C; para mantener esta temperatura, deben alimentarse constantemente en flores con un alto contenido en néctar. Muchas plantas de las regiones frías de Norteamérica y Eurasia, por ejemplo los altramuces, las espuelas de caballero y la hierba de San Antonio, son polinizadas regularmente por abejorros en estas regiones.

Algunas de las flores más avanzadas, en particular las orquídeas, han desarrollado complejos "pasajes" y obstáculos que fuerzan a las abejas que las visitan a seguir una ruta particular de entrada y de salida. Esto asegura que tanto la antera como el estigma entren en contacto con el cuerpo de la abeja en un punto en particular y en la secuencia adecuada (véase Figura 29-20).

Una estrategia polinizadora más compleja corresponde la de las orquídeas del género Ophrys. La flor se asemeja en gran medida a una hembra de abeja, a una avispa o a una mosca (Figura 29-25). Los individuos macho de estas especies son los primeros en emerger cuando llega la primavera. Al mismo tiempo florecen las orquídeas, con lo que los machos intentan copular con la flor. Durante la visita "sexual", se deposita en el cuerpo de la abeja un polinio; al visitar una nueva flor, el polinio alcanza los surcos del estigma con lo cual se llega a la polinización de la flor.



29-22
Las "guías de miel" de la digital (Digitalis purpurea) son unas señales inconfundibles para los insectos visitantes de la flor. La parte inferior del labio de la corola sirve como plataforma de aterrizaje; resulta común entre las flores visitadas por abejas.

(a)

(b)

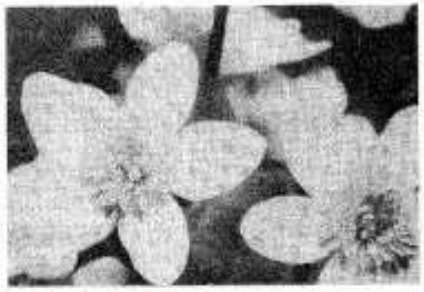
29-24
Abejorros (Bombus). Estas abejas sociales son importantes polinizadores de muchos géneros de plantas de las regiones frías del hemisferio Norte y se han introducido en otros lugares donde no son originarias con el propósito de polinizar otras plantas, como por ejemplo el trébol, Trifolium repens. (a) Un abejorro recolectando polen de una flor de amapola californiana (Eschscholzia californica). (b) Parte de un nido subterráneo de abejorros, en el que se muestran las celdillas en las que las larvas oruniformes completan su desarrollo. Los abejorros provocan estas celdillas de polen y néctar regurgitado que obtienen a partir de las flores. Aunque una colonia de estos animales puede frecuentar una amplia variedad de flores en el curso de una estación, un individuo suele visitar solamente las flores de una determinada especie durante un viaje desde el nido.

29-25
Las flores con aspecto de abeja de la orquídea Ophrys speculum (las que aquí se muestran son de un individuo de Cerdeña) atraen a los zánganos que son engañados hasta tal punto por la semejanza con las abejas hembra de su especie que intentan copular con la flor. En esta acción, a menudo se llevan un saco de polen (polinio) de la flor, y pueden transportarlo a otra flor de la misma especie.

Existe otro completo espectro de flores con diferencias muy características que es polinizado por varios tipos de moscas, incluso mosquitos. Estos insectos se alimentan del néctar de la flor pero no recogen ni almacenan polen para la alimentación de sus larvas. En las Figuras 29-19b, 29-19c y 29-26 se muestran algunos ejemplos de estas plantas.

Flores polinizadas por mariposas

Aquellas flores que han coevolucionado con las mariposas y polillas diurnas (aquellas que son más activas durante el día que la noche) son similares en muchos aspectos a las que han evolucionado conjuntamente con las abejas, ya que todos estos insectos se valen principalmente de la vista y el olfato para llegar a su objetivo (Figura 29-27). Sin embargo, algunas especies de mariposas son capaces de distinguir el color rojo, de



(a)

(b)

29-23
La percepción del color en muchos insectos resulta distinta de la humana. A los ojos de una abeja, por ejemplo, la radiación ultravioleta (que es invisible para los humanos) se percibe como un color diferenciable. Estas fotografías de Caltha palustris *muestran cómo una flor de color amarillo a nuestros ojos (a), refleja la luz ultravioleta sólo en las regiones iluminadas de (b). A la vista de una abeja, las regiones más luminosas de la flor reflejan ambos tipos de radiación, la amarilla y la ultravioleta, que se combinan para dar lugar a un color que se ha dado en llamar "púrpura de abeja", mientras que las zonas más oscuras absorben el ultravioleta y aparecen de color amarillo a los ojos de la abeja. (Véase también la página 611).*

29-26
Polinización por moscas y mosquitos. (a) Algunas orquídeas de flores pequeñas, como Habenaria elegans, de flores blancas o verdes y relativamente

29-28
Polilla de Yucca (Tegeticula yucasella) recolectando polen en una flor de Yucca. La polilla hembra visita las flores de color crema por la noche y

(a)

(b)

inconspicuas, son visitadas y polinizadas por mosquitos en las regiones templada y ártica del hemisferio Norte. Los mosquitos obtienen néctar de las flores. (b) Un mosquito hembra del género Aedes con su polinio de orquídea en su cabeza. Otras orquídeas de flores pequeñas, como por ejemplo las del género Spiranthes, *son polinizadas por abejas. (c) Una mosca en una flor de* Zigadenus fremontii. *Observe la viscosidad de los nectarios amarillos.*

(c)

29-27
*Una mariposa (*Lycaena gorgon*) succionando el polen de una flor de margarita. Las largas trompas succionadoras de las mariposas se encuentran enrolladas en espiral cuando el animal está en reposo, y se extienden cuando se alimenta. Pueden variar de longitud de una especie a otra: tan sólo unos milímetros en algunas de las polillas más pequeñas, de 1 a 2 centímetros en la mayoría de las mariposas, de 2 a 8 centímetros en las esfingidos de la zona templada del hemisferio Norte, y más de 25 centímetros en algunas especies de esfingidos de las zonas tropicales.*

ahí que algunas flores polinizadas por mariposas sean de color rojo o anaranjado.

Muchas polillas son nocturnas, de ahí que las flores típicamente polinizadas por estos insectos –como por ejemplo diversas especies de tabaco (*Nicotiana*)– sean de colores pálidos y de fragancias intensas; un olor dulzón y penetrante que se suele emitir sólo después del ocaso solar. Dos especies conocidas de plantas con este tipo de polinización son las especies de color amarillo de onagra o flores de muerto (*Oenothera*, véase Figura 9-13b, en la página 145) y el lirio rosado *Amaryllis belladona*.

Los nectarios de una flor polinizada por mariposas o polillas se suelen localizar en la base de una corola tubular larga o esbelta, donde son sólo accesibles a los largos aparatos chupadores de estos animales. Las polillas de la familia Sphingidae (esfingidos), por ejemplo, no suelen penetrar dentro de las flores, como lo hacen las abejas, sino que se ciernen sobre ellas e insertan sus trompas succionadoras. Consecuentemente, estas flores no poseen las "plataformas de aterrizaje" típicas de algunas flores polinizadas por abejas. Los casos más

29-30
Un pájaro de la especie Antheeptes collarii *alimentándose de una flor de* Strelitzia reginae, *en Sudáfrica.*

recoge el polen, formando una masa compacta que lleva a una segunda flor gracias a sus piezas bucales especializadas. En esta otra flor perfora la pared del ovario con su largo aparato ovipositor y deposita un grupo de huevos entre los óvulos de la planta. A continuación dispone la masa de polen en el estigma. Las larvas de la polilla y las semillas se desarrollan simultáneamente, de modo que las larvas se alimentan de las semillas de la planta. Cuando las larvas han completado su desarrollo, se abren camino a través de la pared del ovario y se dejan caer al suelo, donde pupardan hasta que se produzca una nueva floración de Yucca. Se cree que estos insectos consumen tan sólo un 20 % de las semillas.

generales de flores polinizadas por mariposas nocturnas, que incluyen mariposas de menor tamaño, con requerimientos energéticos menores que los esfingidos, a menudo poseen corolas más cortas y flores más pequeñas, encima de las cuales se detienen estos insectos. En la Figura 29-28 se muestra una de las interrelaciones polilla–flor más especializadas.

Flores polinizadas por aves

Algunas aves acuden regularmente a las flores para nutrirse de su néctar, de piezas florales o de insectos polinizadores; de ahí que muchos de estos pájaros puedan actuar como polinizadores. En Norteamérica y Sudamérica los principales pájaros polinizadores son los colibríes (Figura 29-29); en otras partes del mundo, actúan como polinizadores representantes especializados de otras familias (Figura 29-30).

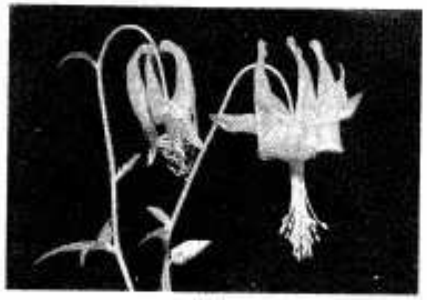
Aunque las flores polinizadas por aves presentan una copiosa producción de néctar poco espeso (algunas de ellas liberan el néctar cuando el polen está maduro), éstos suelen ser de olores poco intensos, ya que el sentido del olfato está poco desarrollado en estos animales. Sin embargo, las aves poseen el sentido de la vista muy desarrollado para el color, muy parecido al del hombre; de ahí que no sea sorprendente que las flores polinizadas por aves sean de colores vistosos. La

29-29
Un colibrí macho de la especie Calypte anna *en una flor de* Mimulus cardinalis *en la región sur de California. Observe el polen en la frente del pájaro, que está en contacto con el estigma de la flor.*

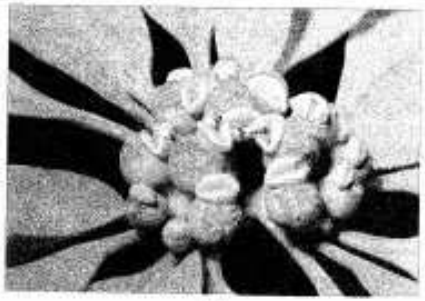
Para que la fecundación cruzada resulte exitosa es necesario que el animal polinizador no confine sus visitas a tan sólo una flor o a las flores de una sola planta. Cuando son visitadas regularmente por animales gran-

por murciélagos o bien sus semillas son dispersadas por estos animales, o ambos casos.

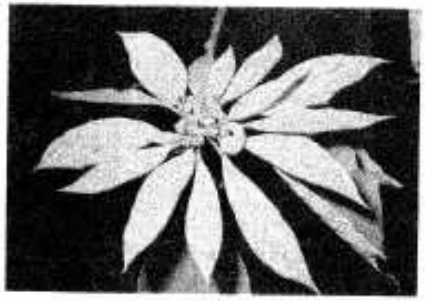
Recientemente se ha descubierto que algunos murciélagos obtienen una parte de su dieta proteica a partir



(a)



(b)



(c)

29-31
Ejemplos de flores polinizadas por aves. (a) *Aguileña* (Aquilegia canadensis). *Los segmentos internos del perianto se encuentran modificados en forma de tubos que contienen el néctar en su interior. Los colibríes visitan estas flores colgantes, tomando el néctar de ellas mientras están volando; el néctar de las flores de aguileña es inaccesible para la mayoría de otros animales.* (b) y (c) *Flor de Pascua* (Euphorbia pulcherrima). *En esta familiar planta, originaria de Méjico, las flores son pequeñas, de colores verdosos y agrupadas, pero cada una de ellas posee un nectario de grandes dimensiones, amarillo, del que fluye gran cantidad de néctar. Las hojas modificadas de la parte superior, de color rojo, atraen a los colibríes a las flores.*

mayoría de ellas rojas y amarillas (véase Figura 29-14b). Algunos ejemplos de flores polinizadas por pájaros son *Aquilegia canadensis*, las fucsias, la flor de la pasión (*Passiflora*), los eucaliptos, los hibiscos, *Euphorbia pulcherrima*, la flor de Pascua (Figura 29-31b, c) y muchos miembros de las familias de cactus, bananas y orquídeas. Estas flores son, por lo general, de grandes dimensiones, o forman parte de grandes inflorescencias, hecho que se puede relacionar con su importancia como estímulos visuales y su capacidad para producir y almacenar grandes cantidades de néctar.

Las aves y otros animales polinizadores usualmente restringen sus visitas a las flores de una especie en particular a periodos cortos de tiempo, y esto representa un factor que fomenta la *fecundación cruzada* (polinización cruzada entre individuos de la misma especie).

son pequeños o inexistentes y a menudo los sexos se encuentran en pies separados; sin embargo, los estudios de otras características de estas angiospermas de polinización anemófila –en particular de su madera

20 kilómetros o más), resulta mucho más efectiva que la polinización anemófila.

Debido a que las angiospermas polinizadas por el viento no dependen de los insectos para transportar su

des con elevados requerimientos energéticos, por ejemplo aves, esfingidos y murciélagos, las flores deben producir grandes cantidades de néctar para satisfacer los requisitos metabólicos de tales animales y mantener su asiduidad. Por otro lado, si una gran cantidad de néctar es accesible a animales que poseen requerimientos energéticos menores, por ejemplo abejas y coleópteros, estos animales tenderán a mantenerse en una sola flor, hasta quedar satisfechos, de manera que no se trasladarán a flores de otras plantas y no favorecerán la fecundación cruzada. Como consecuencia de ello, las flores que regularmente son polinizadas por animales con altos requerimientos energéticos, como los colibríes, han evolucionado hasta tener el néctar en largos tubos o estructuras similares que no permitan su consumo por animales de necesidades energéticas menores. Del mismo modo, el color rojo representa una señal para las aves, pero no para muchos insectos, que no lo perciben. Las aves, al igual que el hombre, no son demasiado sensibles a los olores. De ahí que las flores poco olorosas, de color rojo, tienden a no atraer a los insectos, una adaptación ventajosa en vistas a la copiosa producción de néctar de estas flores.

Flores polinizadas por murciélagos

Las flores polinizadas por murciélagos se encuentran principalmente en las regiones tropicales del Viejo y Nuevo Continente. Más de 250 especies de murciélagos –aproximadamente un cuarto del número total de especies del grupo– tienen una dieta alimenticia que incluye al menos néctar, frutos o polen. Estas especies de murciélagos que obtienen si no toda, la mayor parte de su alimento, de las flores, poseen hocicos largos y esbeltos, lenguas extensibles también largas, algunas veces con extremos parecidos a pinceles, y finalmente, sus incisivos son reducidos e incluso ausentes.

Las flores polinizadas por murciélagos son, en muchos aspectos, parecidas a las flores polinizadas por las aves: flores grandes, robustas, con gran producción de néctar (Figura 29-32). Debido a que los murciélagos son de hábitos alimenticios nocturnos, las flores polinizadas por ellos son típicamente de colores pálidos, y muchas de ellas sólo se abren por la noche. Muchas de estas flores son tubulares o se encuentran modificadas estructuralmente con el fin de proteger el néctar. Algunas flores y frutos que son dispersados por murciélagos se encuentran colgados de las ramas mediante largos pedúnculos; en estos lugares carentes de follaje los murciélagos pueden volar más fácilmente. En otros casos, las flores y los frutos se encuentran directamente sobre los troncos de los árboles. Los murciélagos son atraídos a las flores principalmente por su olor; estas flores poseen característicamente olores de productos fermentados o de fruta, muy intensos. Los murciélagos se trasladan de árbol a árbol, sorbiendo el néctar, comiéndose el polen y otras piezas florales y llevando el polen de flor a flor en su pelaje. Como mínimo, existen unos 130 géneros de angiospermas polinizadas

del polen que consumen. Como muestra de otro ejemplo de coevolución, se ha encontrado que el polen de las flores visitadas por estos murciélagos contiene niveles de proteína significativamente mayores que los de flores polinizadas por insectos.

Flores polinizadas por el viento

Hacia finales del siglo pasado se creía, en el ámbito de los botánicos, que las flores polinizadas por el viento (anemófilas) correspondían a las angiospermas más primitivas, y que el resto de las angiospermas se habría derivado de ellas. Las coníferas –consideradas por los científicos de aquel tiempo como antepasados de las angiospermas– poseen conos unisexuales pequeños, de colores apagados, inodoros y de polinización anemófila. De modo similar, la mayor parte de las flores polinizadas por el viento son de colores pálidos, relativamente inodoras y no son productoras de néctar; sus pétalos

29-32
Introduciendo su hocico en la corola tubular de la flor del cactus Lemaireocereus este murciélago del género Leptonycteris es capaz de tomar el néctar gracias a su larga lengua cubierta de cerdas. Los granos de polen que se quedan adheridos en la cara y el cuello del animal serán transferidos a otras flores en posteriores visitas. Las flores polinizadas por murciélagos son de colores destacados y poseen un olor a rancio (parecido al que emiten ellos mismos) para llamarse unos a otros y se suelen abrir por las noches.

29-34
Las flores de las gramíneas normalmente se desarrollan en grupo. (a) *Durante la maduración de la* [illegible] *depende de las especies que se hallan unidas a un eje central o raquis.* (b) *Cada flor se encuentra protegida por* [illegible] *encuentran en la base del carpelo, y que se expanden cuando la gramínea florece. Los estambres, normalmente en*

especializada– han convencido a muchos botánicos de que todas estas angiospermas no han evolucionado a partir de las coníferas, sino de angiospermas polinizadas por insectos.

De acuerdo con las interpretaciones actuales de este hecho, las angiospermas polinizadas por el viento se originaron independientemente de distintas líneas ancestrales. Se encuentran mejor representadas en las regiones templadas y son relativamente raras en los trópicos. En las regiones de clima templado muchas especies presentan individuos muy próximos unos a otros y la dispersión del polen por el viento en estos casos acontece muy tempranamente, en primavera, cuando los árboles aún no han producido hojas. Por otro lado, en los trópicos, en una área determinada existen muchas más especies de árboles y las distancias entre individuos de la misma especie se hacen mayores. Además, en muchas comunidades tropicales los árboles son perennifolios y por lo tanto la dispersión del polen por el viento es más difícil que en los bosques caducifolios de la zona templada cuando los árboles están sin hojas. En estas circunstancias, la polinización por insectos y otros animales, que tienen la capacidad de buscar otras plantas de la misma especie que a veces se encuentran a grandes distancias (en algunos casos polen de una planta a otra, no necesitan invertir energía en la producción de recompensas nutritivas para estos visitantes. Sin embargo, la polinización anemófila es muy poco eficiente, por lo que sólo resulta satisfactoria si las plantas crecen en gran número y son muy cercanas unas a otras. La mayor parte del polen que se transporta por el aire cae al suelo en un radio de un centenar de metros alrededor de la planta de origen. Así, si los individuos de una especie se hallan muy dispersos, la probabilidad de que un estigma reciba el polen se hace muy pequeña. Muchas plantas de polinización anemófila son dioicas (poseen las flores masculinas y femeninas en pies separados), por ejemplo los sauces; monoicas (con flores masculinas y femeninas separadas en la misma planta), como los robles (véase Figura 18-45, en la página 359); o son genéticamente autoincompatibles, como muchas gramíneas. Aunque su polen se traslada al azar, estas plantas han desarrollado diversos mecanismos que favorecen un alto grado de fecundación cruzada.

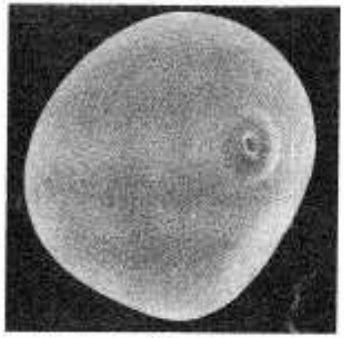
Las flores de polinización anemófila normalmente presentan unos estambres muy expuestos, de esta manera el polen es fácilmente capturado por el viento. En algunos casos, las anteras se suspenden de largos filamentos que cuelgan libremente de la flor (Figuras 29-33 y 29-34). El polen que se produce en grandes cantidades, que por lo general es liso y pequeño, no se agrega tal como ocurre con el polen perteneciente a especies polinizadas por insectos. Los estigmas, de grandes dimensiones, se encuentran dispuestos de manera característica y a menudo son ramificados o barbulados para interceptar los granos de polen. La mayoría de las plantas de polinización anemófila presentan ovarios con un único óvulo (y por lo tanto, frutos con una sola semilla), ya que cada polinización consiste en el encuentro de un grano de polen con un estigma y la fertilización de un óvulo por cada flor. Según esto, cada flor de roble produce una sola bellota, y cada flor de gramínea, un grano; sin embargo, estas plantas con flores pequeñas suelen tener, como compensación, múltiples inflorescencias (Figuras 29-33, 29-34 y 29-35).

29-33
A diferencia de muchas angiospermas, las gramíneas son de polinización anemófila. El maíz (Zea mays) tiene (a) inflorescencias estaminadas en el extremo apical de su tallo, y (b) inflorescencias femeninas en las partes más bajas, con largos estigmas emergentes (la "seda" que aparece en las espigas de maíz). (c) Las gramíneas poseen estigmas característicos, largos y plumosos, que capturan de manera muy eficiente el polen del aire. Éste es producido por unos estambres de largos filamentos, tal como se puede ver en la fotografía de una planta del género Agropyron. (d) Microfotografía electrónica de barrido perteneciente a un grano de polen de maíz (Zea mays) mostrando la pared externa lisa que se encuentra en el polen de muchas plantas de polinización anemófila y el poro único característico de las monocotiledóneas.

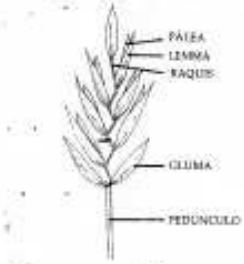
(a)

(b)

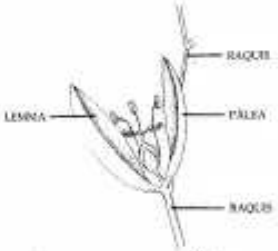
(c)



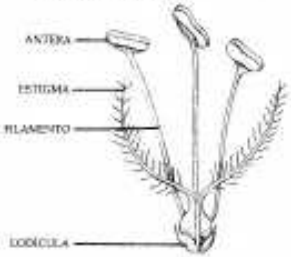
(d)



(a)



(b)



(c)

espiguilla, el par de brácteas secas y pajizas que se encuentran en la parte inferior –las glumas– se separan dejando expuestos de una a varias flores de la espiguilla (el número dos brácteas distintas, la pálea y la lema. Éstas también se separan para dejar al descubierto la flor (c), gracias al engrosamiento de las lodículas –unos cuerpos pequeños y redondeados que se número de tres, presentan filamentos delgados y anteras largas. Las estigmas son típicamente largos y plumosos, de ahí que sean eficientes para la captura del polen aerotransportado.

29-35
Los árboles más comunes de las regiones de clima templado son polinizados por el viento. Las flores estaminadas de Betula papirifera *cuelgan en amentos: espigas flexibles de varios centímetros de largo. Los amentos se mueven por la acción del viento, y el polen, cuando está maduro, es dispersado de esta manera.*

29-36
Tres pigmentos antocíanicos, los pigmentos básicos de los cuales dependen las coloraciones de muchas flores de angiospermas, pelargonidina,

Los colores de las flores

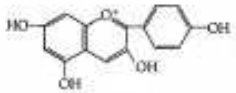
Sorprendentemente, todos los colores que presentan las flores se producen gracias a la combinación de un pequeño número de pigmentos. Muchas flores, entre

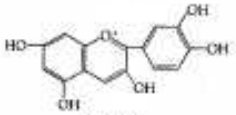
sultados sorprendentes presumiblemente dependen de las diferencias en el pH celular, que la planta controla.

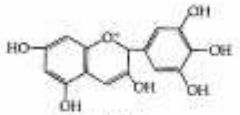
Los *flavonoles*, otro grupo de flavonoides, se encuentran comúnmente en las hojas y también en muchas flores. Muchos de estos compuestos no tienen color, o

vidualizados de un único gineceo. Los frutos individuales de este tipo de fructificaciones reciben el nombre de fructículo; éstos pueden observarse en la fotografía de la magnolia pertenecientes a la Figura 29-12c. Las infrutescencias están formadas por los ginoceos de dis-

flores de angiospermas: pelargonina (roja), cianidina (violeta) y delfinidina (azul). Los flavonoles son compuestos relacionados con los anteriores y son de colores amarillo ó marfil, y los carotinoides, de color rojo, anaranjado o amarillo. Las betacianinas (betalaínas) son pigmentos de color rojo que sólo se encuentran en un grupo de dicotiledóneas. Las mezclas y proporciones de los distintos pigmentos, junto con los cambios del pH celular, producen los distintos colores de las flores de angiospermas. Los cambios de color de la flor indican a los polinizadores qué flores se han abierto recientemente y pueden proporcionar alimento.







29-37
Flores de Ipomopsis aggregata *(Polemoniaceae) que florece de mediados de Julio a Septiembre en Tem Mountain, Flagstaff, al norte de Arizona. (a) En las primeras etapas de la floración las plantas, y las poblaciones en general, producen flores de color rojo oscuro que son visitadas por colibríes. La población de colibríes de esta región disminuye durante el mes de Agosto, y desaparece totalmente en el mes de Septiembre. (b) Hacia finales de la temporada, las plantas producen flores de colores más pálidos que resultan atrayentes a los esfingidos, los polinizadores más importantes de esta época. Estas diferencias en el color de la flor pueden atribuirse a los cambios de pH celular antes que a la producción de nuevos tipos de pigmentos antocianícos.*

(a)

(b)

pequeño número de pigmentos. Muchas flores rojas, anaranjadas o amarillas, deben su color a la presencia de pigmentos carotinoides similares a aquellos que se encuentran en las hojas. Sin embargo, los pigmentos más importantes que intervienen en la coloración de las flores son los *flavonoides*, compuestos formados por dos anillos de seis átomos de carbono unidos por una unidad de tres átomos de carbono. Probablemente, los flavonoides se encuentran en todas las angiospermas, aunque se distribuyen más esporádicamente entre miembros de otros grupos de plantas vasculares, e incluso se han documentado casos aislados en las algas y animales. En las hojas, los flovonoides retienen las radiaciones ultravioleta lejanas (que resultan nefastas para los ácidos nucleicos y las proteínas). En general, admiten selectivamente las radiaciones azul verdosas y rojas, importantes para la fotosíntesis.

Un tipo importante de flavonoides, las *antocianinas* (Figura 29-36), son pigmentos muy importantes que participan en la coloración de las flores. Muchas de las coloraciones azuladas y rojas de las plantas se deben a antocianinas; éstas son hidrosolubles, y se encuentran normalmente encerradas en vacuolas. Por el contrario, los carotinoides son hidrofóbicos, y se encuentran en plastos. El color de un pigmento antociánico depende de la acidez del contenido vacuolar; por ejemplo, la cianidina es roja en solución ácida, violeta en solución neutra y azul en solución alcalina. En algunas plantas el color de la flor cambia después de la polinización, normalmente debido a que en las flores se incrementa el nivel de antocianinas y se vuelven menos conspicuas a los insectos. Recientemente, Ken Paige y Thomas Whitman, de la Universidad del Norte de Arizona, en Flagstaff, han apuntado que los individuos y poblaciones de *Ipomopsis aggregata* producen flores más oscuras al inicio de la temporada de floración, cuando son principalmente polinizadas por colibríes; y flores de colores más claros más tarde, cuando los esfingidos son los principales polinizadores (Figura 29-37). Estos re-

lo poseen en poco grado, pero contribuyen a los tonos marfil o blanquecinos de ciertas flores.

En todas las plantas con flores, la pigmentación característica se debe a la variación de las proporciones de flavonoides y carotinoides (así como a los cambios del pH celular) y a las diferencias estructurales de los mismos. Los colores brillantes de las hojas en otoño se producen al convertirse grandes cantidades de flavonoles incoloros en antocianinas a medida que la clorofila se degrada. En las flores amarillas de *Caltha palustris*, la parte externa de la flor, que refleja de los rayos ultravioleta, se halla coloreada por carotinoides, mientras que la parte interna o central, que absorbe los rayos ultravioleta, es amarilla a nuestros ojos debido a la presencia de chalcona, un flavonoide. A los ojos de una abeja u otro insecto, la parte externa de la flor aparece como una mezcla de amarillo y ultravioleta, un color que se ha dado en llamar "púrpura de abeja", mientras que la parte central, no reflectora del ultravioleta, aparece de color amarillo puro (véase Figura 29-23). La mayor parte, pero no toda, de la reflexión de los rayos ultravioleta en las flores se relaciona con la presencia de carotinoides, de ahí que estos patrones en los que interviene la luz ultravioleta sean más frecuentes en flores amarillas que en cualquier otro caso.

En las familias de la ansérina o paico, los cactus y la verdolaga y otros miembros del orden Chenopodiales (Centrospermae), los pigmentos de color rojo no son antocianinas ni flavonoides, sino que pertenecen a un grupo más complejo de compuestos aromáticos que recibe el nombre genérico de *betacianinas* (betalaínas). Las flores rojas de *Bougainvillea* y el color rojo de la remolacha se deben a la presencia de betacianinas. En estas plantas no se encuentran antocianinas, y estas tres familias citadas se encuentran estrechamente relacionadas entre sí, hecho que se ha puesto de manifiesto gracias al estudio bioquímico de sus pigmentos.

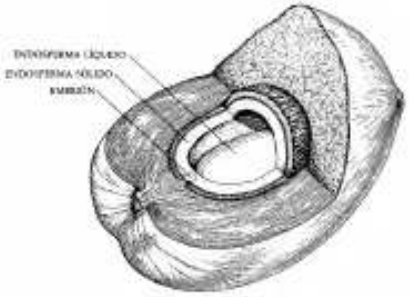
LA DIVERSIDAD DE LOS FRUTOS

El fruto consiste en un ovario maduro, que puede llegar a incorporar o no, en su formación, otras piezas florales. El fruto en el que se mantienen estas estructuras adicionales se conoce con el nombre de *fruto complejo*. Aunque los frutos normalmente contienen las semillas, algunos –los *frutos partenocárpicos*– pueden desarrollarse sin la formación de aquellas. Las bananas o plátanos son un ejemplo de esta condición excepcional.

Por norma general, los frutos se clasifican en simples, múltiples e infructescencias, dependiendo de la organización de los carpelos a partir de los cuales se desarrollan. Los *frutos simples* se forman a partir de un único carpelo o de varios soldados en uno solo. Los *frutos múltiples*, o agregados como los de las magnolias, frambuesas y fresas, están formados por carpelos indi-

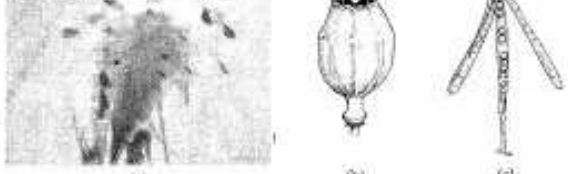
tintas flores. La piña americana, por ejemplo, es una infructescencia derivada de una inflorescencia con ovarios individualizados que se funden a sí mismos y al brote en que se encuentran (el resto de las piezas florales se comprimen unas a otras con la concrescencia de los ovarios).

Los frutos simples son, con mucha diferencia, los más diversos de estos tres grupos. Cuando llegan a la madurez pueden ser tiernos y carnosos, secos y leñosos, o bien de consistencia papirácea. Existen tres tipos principales de frutos carnosos: bayas, drupas y pomos. En las *bayas* –ejemplos de las cuales son los tomates, los dátiles y las uvas– pueden existir uno o varios carpelos, cada uno de los cuales contiene típicamente varias semillas. La parte más interna del fruto es carnosa. En las *drupas* existen también uno o más carpelos, pero cada uno de ellos contiene una sola semilla. La capa más interna del fruto está endurecida y se encuentra adherida a la semilla. Los melocotones, las cerezas, las aceitunas y las ciruelas son ejemplos familiares de drupas. Los cocos son drupas cuya parte más externa es fibrosa en lugar de carnosa, pero en las regiones templadas sólo se llega a conocer del coco la semilla junto con la capa más interna del fruto, que se encuentra endurecida y protege a la mencionada semilla (Figura 29-38). Los *pomos* son frutos carnosos altamente espe-



29-38
El fruto del cocotero (Cocos nucifera) es una drupa. La leche de coco no es más que el endosperma líquido que adquiere las paredes celulares durante la germinación de la semilla. El fruto flota fácilmente en el agua de mar, y los cocos se dispersan con facilidad de esta manera, llegando a alcanzar las islas más remotas. Cuando los cocos se emplean con fines comerciales se retira su corteza, de ahí que en las regiones de clima templado la gente vea sólo la cubierta interna, de dureza característica, que protege la semilla.

29-39
Frutos dehiscentes. (a) Folículos abiertos de un algodoncillo (Asclepias). (b) En algunos miembros de la familia Papaveraceae como las amapolas



(a) (b) (c)

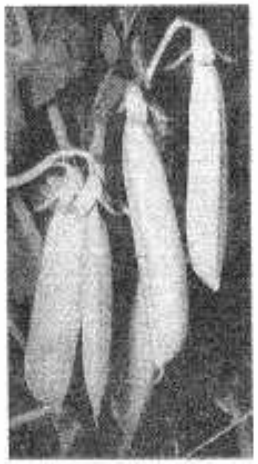
(género Papaver) la cápsula dispersa sus semillas a través de orificios situados en el extremo superior del fruto. (c) Las especies de crucíferas (familia Brassicaceae) poseen un fruto característico que recibe el nombre de silicua, en la que las semillas se disponen en un tabique central y las dos valvas se desprenden cuando el fruto llega a la madurez.

cializados y característicos de una subfamilia de la familia Rosaceae. El pomo se origina a partir de flores con ovarios ínferos, en los cuales la parte carnosa procede en su mayor parte de un crecimiento de la base del perianto. El endocarpio de un pomo es de consistencia membranosa endurecida; se observa fácilmente en las manzanas y peras, dos de los ejemplos más familiares de este tipo de frutos.

Los frutos simples y secos se clasifican en dehiscentes (Figuras 29-39 y 29-40) e indehiscentes (Figura 29-41). En los *frutos dehiscentes* los tejidos maduros de la pared del ovario (el pericarpio) se abren, liberando las semillas. Por otro lado, en los *frutos indehiscentes* las semillas se mantienen en el fruto una vez que éste se ha separado de la planta. Muchos de los frutos carnosos son indehiscentes; y contienen típicamente una semilla.

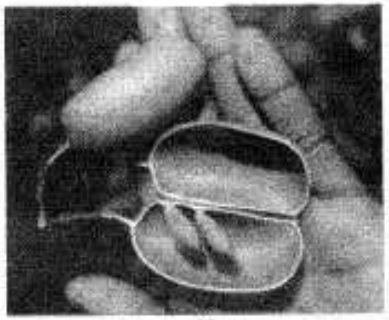
Existen distintos tipos de frutos secos, simples y dehiscentes. El *folículo* se origina a partir de un único

29-40
La legumbre, un tipo de fruto normalmente dehiscente, es el fruto característico de la familia Fabaceae (también llamada Leguminosae). Esta familia, que cuenta con unas 18.000 especies, es una de las mayores de las angiospermas. Muchas especies de esta familia son capaces de fijar nitrógeno gracias a la presencia de bacterias del género Rhizobium *en los nódulos de sus raíces (véase la página 530). Por esta razón, estas plantas suelen ser colonizadoras de suelos relativamente estériles, como en los trópicos, donde crecen rápidamente. Las semillas de una serie de plantas de esta familia, como por ejemplo los guisantes, las judías o frijoles y las lentejas son alimentos importantes. (a) Legumbres de guisante.* Pisum sativum. *(b) Legumbres de* Albizzia polyphylla, *que crece en Madagascar; cada semilla se encuentra en un compartimento aislado. (c) Legumbre de* Griffonia simplicifolia, *un árbol del oeste de Africa. Las dos valvas están separadas, dejando a la vista las dos semillas.*



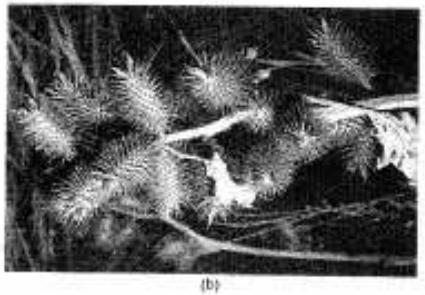
(a)

(b)



(c)

(a)



(b)

29-41
Frutos indehiscentes. (a) La sámara es un fruto alado, característico de los fresnos (Fraxinus) *y olmos* (Ulmus), *formado por una sola semilla. Las sámaras se dispersan por la acción del viento. (b) Cipselas de lampazo* (Arctium) *que se adhieren a la piel de los animales que pasan rozándolas y de esta manera se dispersan. El lampazo es una especie de la familia Asteraceae.*

carpelo que se abre por uno de sus lados en la madurez, como ocurre en las aguileñas y los algodoncillos (Figura 29-39a). *Archaranthus*, la planta extinguida propia de mediados del Cretácico, también poseía frutos en folículos (véase el ensayo de la página 592). Los folículos también se pueden encontrar en las magnolias (véase Figura 29-12c). En las especies de la familia del guisante (Fabaceae) el fruto característico es la *legumbre*. Las legumbres son parecidas a los folículos, pero éstas se abren por los dos lados (Figura 29-40). El fruto típico de las crucíferas (Brassicaceae) es la *silicua*, formada por dos carpelos fusionados. En la madurez, el fruto se abre por los dos lados, dejando al descubierto las semillas fijadas en un tabique central persistente (Figura 29-39c). El tipo más común de fruto simple seco y dehiscente es la *cápsula*, formada por un ovario compuesto en plantas con ovario ínfero o bien súpero. Las cápsulas liberan sus semillas de diversas formas. En la familia de las amapolas (Papaveraceae) las semi-

(a) (b)

29-42
Frutos dispersados por el viento. (a) En los arces (Acer) *cada mitad del esquizocarpo tiene una larga ala. (b) Los frutos del diente de león* (Taraxacum) *y otras muchas compuestas poseen un cáliz modificado, llamado vilano, asociado a la cipsela madura y con un aspecto plumoso que favorece la dispersión aérea.*

llas se liberan normalmente a través de surcos longitudinales, pero algunos miembros de esta familia se desprenden de sus semillas a través de unos orificios situados en la parte superior de las cápsulas (Figura 29-39b).

Los frutos secos, simples e indehiscentes se pueden encontrar en muchas familias (Figura 29-41). El más común de ellos es el *aquenio*, un pequeño fruto de una sola semilla; ésta se encuentra más o menos libre en la cavidad del fruto pero unida a él por un punto, el funículo. Los aquenios son típicos de las familias Ranunculaceae y Polygonaceae. Los aquenios alados, propios de los olmos y los fresnos, se conocen con el nombre de *sámaras* (Figura 29-41a). El fruto típico de las gramíneas (Poaceae), parecido a un aquenio, recibe el nombre de *cariópside* o grano; en él, la cubierta de la semilla se halla íntimamente unida a la pared del fruto. En las Asteraceae, el fruto, parecido a un aquenio, se forma a partir de un ovario ínfero; técnicamente recibe el nombre de *cipsela* (Figura 29-41b; véase también la Figura 29-43). Las bellotas y las avellanas son ejemplos de *núcula*, o nueces, frutos parecidos a aquenios pero con una pared muy endurecida y que se originan a partir de ovarios compuestos. Finalmente en las familias del perejil Apiaceae y del alence Aceraceae, así como en otros grupos no relacionados entre sí, el fruto es un *esquizocarpo*, que se fragmenta en la madurez en dos o más partes, cada una de ellas con una semilla (Figura 29-42a).

La dispersión de frutos y semillas

Del mismo modo que las flores se pueden clasificar según los organismos polinizadores que las visitan, los frutos también pueden agruparse de acuerdo con sus agentes dispersantes.

Frutos y semillas dispersados por el viento

Algunas plantas poseen frutos o semillas muy ligeros que permiten ser dispersados por la acción del viento (Figuras 29-39a, 29-41a y 29-42). Las semillas que

tancias que pueden llegar a alcanzar los 15 metros. En la Figura 29-45 se muestra otro tipo de dispersión activa. En contraste con estos métodos de dispersión activa, muchas semillas de otras tantas plantas simplemente caen al suelo y a partir de allí se dispersan

poseen todas las especies de la familia de las orquídeas, parecidas a partículas de polvo, se transportan a través del aire. Otros frutos presentan alas, formadas a menudo por piezas del perianto, que les permiten trasladarse de un lugar a otro. En los arces, por ejemplo, que poseen un gineceo formado por dos carpelos fusionados, cada carpelo del esquizocarpo resultante presenta una ala muy desarrollada (Figura 29-42a). Los dos carpelos se separan y caen al llegar a la madurez. Muchas especies de la familia Asteraceae –como los dientes de león– desarrollan un vilano plumoso que ayuda al fruto a mantenerse en el aire (Figuras 29-42b y 29-43). En algunas plantas, es la misma semilla, más que el fruto, la que presenta el ala o pluma: la familiar pajarita *(Linaria)* tiene una semilla alada; y la hierba de San Antonio *(Epilobium)* y el algodoncillo *(Asclepias;* véase Figura 29-39a) poseen semillas plumosas. En los sauces y álamos (familia Salicaceae) la semilla se encuentra recubierta de pelos de apariencia lanosa. En las barrillas *(Salsola)* toda la planta (o una parte de ella) se traslada de un lugar a otro por acción del viento, dispersando sus semillas al mismo tiempo (Figura 29-44).

Otras plantas lanzan sus semillas al aire de forma activa. En la hierba de Santa Catalina o primaveras *(Impatiens)*, las valvas de la cápsula se abren bruscamente, lanzando las semillas a cierta distancia. En *Hamamelis* el endocarpo se contrae al secarse el fruto, descargando las semillas de manera forzada, hasta dis-

29-43
Los familiares frutos del diente de león, pequeños, indehiscentes, que reciben el nombre técnico de cipselas (pero a menudo también llamados aquenios), se dispersan gracias a la especie de plumero que presentan, que resulta ser una modificación del cáliz (el vilano). Esta fotografía muestra los capítulos con frutos de una planta del género Agoseris, *pariente cercano de los dientes de león.*

más o menos pasivamente (o son dispersadas por agentes que operan únicamente de manera esporádica, como por ejemplo las inundaciones).

Frutos y semillas dispersados por el agua

Los frutos y semillas de muchas plantas, especialmente aquellas que crecen cerca de los cursos de agua, han adquirido adaptaciones para flotar en ella, bien sea debido a la presencia de aire en alguna parte del fruto o bien a que el fruto contiene algún tejido muy esponjoso. Algunos frutos se han adaptado para ser dispersados por las corrientes marinas: el ejemplo más notable es el coco (véase Figura 29-38), hecho que explica que cualquier nuevo atolón que aparezca en el Pacífico rápidamente sea colonizado por esta especie. La lluvia también es un factor que actúa comúnmente en la dispersión de frutos y semillas; en particular es importante para aquellas plantas que viven en las laderas de las montañas o lugares con pendiente.

Frutos y semillas dispersados por animales

La evolución de frutos carnosos dulces y a menudo de colores brillantes ha sido una prueba clara de la coevolución de animales y angiospermas. La mayoría de los

29-44
En las especies de Salsola *la planta entera se rompe por la base y da vuelcos al ser empujada por el viento, circunstancia que aprovecha para dispersar sus semillas. Este tipo de plantas son originarias de Eurasia pero se han naturalizado como malezas en Norteamérica y muchos otros lugares.*

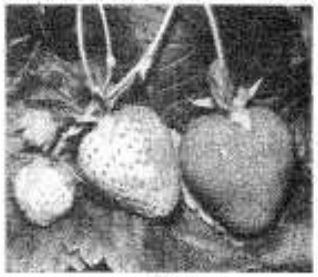
(a)

(b)

29-45
Arceuthobium una planta *dicotiledónea parásita que es la principal causa de pérdidas en el sector forestal del oeste de los Estados Unidos. (a) Una planta creciendo en la rama de un pino, en California. (b) Descarga de las semillas. En el interior del fruto se crea una presión hidrostática muy grande que termina por lanzar las semillas a distancias de hasta 15 metros. Las semillas tienen una velocidad inicial cercana a los 100 kilómetros por hora. Este es uno de los sistemas con los cuales las semillas se trasladan de un árbol a otro; sin embargo, estas semillas son también pegajosas y pueden adherirse a las patas y plumas de aves, con lo que pueden ser trasladadas a distancias mucho mayores.*

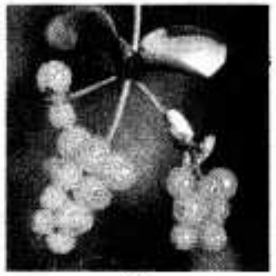
frutos cuyo pericarpo es carnoso –cerezas, frambuesas, frutos de los cornejos, uvas– forman parte de la dieta de los vertebrados. Estos frutos dispersan sus semillas a una cierta distancia del lugar donde fueron comidos, ya que éstas últimas son capaces de pasar por el tracto digestivo de aves o mamíferos sin ser alteradas, o bien pueden ser regurgitadas por los pájaros a una cierta distancia de donde fueron ingeridas (Figura 29-46). En algunos casos, una digestión parcial de las cubiertas de las semillas favorece la germinación.

En la maduración de los frutos carnosos ocurren una serie de cambios característicos, provocados por la hormona etileno, que ya se discutieron en el Capítulo 24. Entre estos cambios se encuentran un incremento del contenido de azúcares, un ablandamiento del fruto debido a la degradación de las sustancias pécticas y, a menudo, un cambio de color de un verde inconspicuo, como las hojas, a un rojo brillante (Figura 29-46a),



(a)

(b)

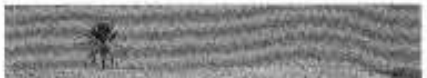


(c)

29-46
Las semillas de los frutos carnosos son dispersadas normalmente por vertebrados que comen los frutos y las regurgitan o las expulsan en las heces. En esta figura se muestran algunos ejemplos de frutos cuyas semillas son dispersadas por vertebrados. (a) Las fresas, (Fragaria), *son un ejemplo de fruto múltiple. Las aquenios se encuentran en la superficie del receptáculo carnoso. Las fresas inmaduras, como ocurre con muchos frutos dispersados por aves o mamíferos, son de colores verdosos, pero se vuelven rojas cuando las semillas maduran y se encuentran preparadas para la dispersión. (b) Las bayas de muchos cactos, como las de esta chumbera* (Opuntia) *que crece al sur de México, son muy vistosas cuando están maduras. (c) Bayas de la madreselva del chaparral,* Lonicera hispidula. *Las bayas se desarrollan a partir de ovarios ínferos en esta especie; de ahí que incorporen algunas partes de los verticilos florales más externos. La flor de esta especie se muestra en la Figura 29-13c.*

LA REVOLUCIÓN AGRÍCOLA

Los inicios de la agricultura



30-3). Otras plantas que fueron domesticadas rápidamente en esta área fueron los garbanzos (*Cicer arietinum*), las habas y vezas (*Vicia* spp.), el olivo (*Olea europaea*), los dátiles (*Phoenix dactylifera*), el granado

El hombre moderno que sustituyó al de Neanderthal pronto se distribuyó por toda la superficie del globo. Colonizó Siberia poco después de aparecer en Europa y Asia Occidental, y llegó a Norteamérica hace unos 12.000 o 13.000 años. La emigración hacia el Este tuvo lugar durante uno de los periodos fríos del Pleistoceno, cuando las sabanas, con grandes manadas de herbívoros, eran muy extensas. Se supone que esta emigración fue la causa de la extinción de muchas especies de estos animales. De todos modos, la caza extensiva practicada por los hombres junto con importantes cambios climáticos ocurrieron al mismo tiempo que tales animales desaparecieron de muchos lugares del mundo.

Hace unos 18.000 años los glaciares empezaron a retroceder, tal como han hecho en unas 18 o 20 ocasiones a lo largo de los últimos dos millones de años. Los bosques se extendieron hacia el Norte a través de Eurasia y Norteamérica mientras que las praderas se volvieron menos extensas y los animales asociados a ellas se redujeron en número. Probablemente en el mundo no existían más de 5 millones de seres humanos, que gradualmente empezaron a utilizar nuevas fuentes de alimento. Algunos vivían en la costa, donde los animales que podían ser utilizados como alimento eran localmente abundantes; otros, sin embargo, empezaron a cultivar plantas, consiguiendo así una forma nueva, y relativamente segura, de nutrición.

La primera siembra intencionada de semillas fue probablemente una consecuencia lógica de una serie de hechos simples. Por ejemplo, los cereales silvestres (productores de grano de la familia *Poaceae*, o de las gramíneas) son malas hierbas, ecológicamente hablando; esto es, crecen fácilmente en lugares abiertos o perturbados, zonas descubiertas de vegetación con pocas plantas con las que competir. Los individuos que recogieran los granos regularmente quizá perdieran algunos accidentalmente cerca de sus poblados, o tal vez los sembraran deliberadamente, llegando así a crear una fuente de alimento más segura. Cuando se produjo esta serie de hechos, podemos considerar que había empezado la agricultura (Figura 30-2). En lugares donde los granos silvestres y legumbres eran abundantes y recogidos con facilidad los hombres podían permanecer largos periodos de tiempo, eventualmente aprendieron a aumentar las cosechas almacenando y sembrando las semillas, protegiendo los cultivos del ataque de ratones, pájaros y otras plagas, y regando y fertilizándolos.

Bajo la influencia del cultivo, las características de las plantas domesticadas habrían cambiado gradualmente debido a la selección de semillas de plantas con ciertas características específicas; debido a ello se pudieron recolectar, almacenar o utilizar mejor. Por ejemplo, el tallo (raquis) del trigo silvestre y especies próximas se rompe fácilmente, dispersando las semillas maduras. En las especies cultivadas de trigo, el tallo es resistente y mantiene las semillas hasta su cosecha. Las semillas que se mantienen de esta forma no se dispersan bien en la naturaleza, pero pueden ser recolectadas fácilmente por el hombre para su alimentación y posterior siembra. A medida que un proceso de este tipo continúa, un cultivo se vuelve progresivamente más dependiente del hombre, en el mismo sentido que el hombre se vuelve más dependiente de la planta.

30-2
Recolecta (arriba) y amontonado (abajo) del trigo (Triticum) en Tánez, norte de África. El cultivo del trigo a una escala reducida como la mostrada se ha llevado a cabo en la cuenca del Mediterráneo durante más de 10.000 años.

La agricultura en el Viejo Mundo

La domesticación de plantas y animales empezó hace unos 11.000 años en el área conocida como "la Media Luna fértil" del Este del Mediterráneo, en tierras que se extienden en zonas de los actuales países de Líbano, Siria, Turquía, Irak e Irán. En esta región la cebada (*Hordeum vulgare*) y el trigo (*Triticum*) fueron aparentemente las primeras plantas que se cultivaron, mientras que las lentejas (*Lens culinaris*) y los guisantes (*Pisum sativum*) fueron inmediatamente posteriores (Figura 30-3). Otros cultivos importantes fueron el mijo (*Panicum miliaceum*) y la vid (*Vitis vinifera*). El vino, obtenido de la vid, y la cerveza, producida a partir de cereales, se consumieron a partir de épocas muy tempranas. El lino (*Linum usitatissimum*) se cultivó también muy pronto, y probablemente fue utilizado tanto como alimento (sus semillas todavía se consumen en Etiopía) como por su fibra para el tejido de prendas de vestir.

Entre las plantas que primero se cultivaron, los cereales constituyeron una fuente rica en hidratos de carbono, mientras que las legumbres resultaron una fuente de proteínas. Las semillas de las legumbres son las partes de la planta más ricas en proteínas, y éstas, a la vez, son ricas a menudo en algunos aminoácidos que están representados muy pobremente en los cereales. No sorprende, por tanto, que las legumbres hayan sido cultivadas junto con los cereales desde los inicios de la agricultura, en todo el mundo. De todas las proteínas que se consumen actualmente en el mundo, aproximadamente el 70 % son de origen vegetal y el 30 % restante, animal. Tan sólo el 18 % de la proteína vegetal corresponde a las legumbres, alrededor de un 70 % proviene de los cereales, aunque éstos tengan un contenido proteico menor. A pesar de esta relación, las proteínas de las legumbres son muy importantes para la dieta humana, y parece que hay grandes posibilidades en la actualidad para aumentar la calidad —en cuanto a la composición de aminoácidos— de las legumbres que consumimos.

Con el paso del tiempo, el cultivo de plantas se organizó más y más. Por ejemplo, el uso de instrumentos especializados relacionados con la cosecha y el procesado del grano, incluyendo hoces de pedernal, piedras para moler y morteros y manos de mortero de piedra, era ya conocido hace más de 10.000 años. Hace unos 8.000 años el hombre creó vasijas de cerámica para almacenar el grano. En la misma época se empezaron a cultivar plantas en el cercano Oriente, y también se domesticaron varios animales incluyendo perros (quizá el primero de ellos en ser adoptado por el hombre), cabras, ovejas, vacas y cerdos. Los caballos se domesticaron con posterioridad, en el Sudoeste de Europa, los gatos, en Egipto, y las gallinas, en el Sudeste Asiático; pero dichos animales pronto se extendieron por todo el mundo.

En todos los lugares adonde se llevaran los animales, éstos consumían las plantas que tenían a su alcance, fueran cultivadas o no; proporcionaban productos como lana, cuero, leche, queso y huevos; también fueron utilizados como alimento por sus criadores. Debido a que la población humana creció en número, se tuvieron que crear grandes rebaños de ganado, con tal suerte que éstos agotaron sus propios pastos, causando una gran destrucción ecológica (Figura 30-4). Muchas de las regiones del Cercano Oriente y otras zonas áridas costeras del Mediterráneo se encuentran actualmente aún sobreexplotadas, y los desiertos continúan expandiéndose, tal como han hecho desde la formación de estos numerosos rebaños hasta nuestros días.

De todas formas, el hombre tenía fuentes de alimento regulares, en forma de plantas y animales domesticados, y fue capaz de organizarse en poblados, hace unos 10.000 años, y finalmente en ciudades, unos 4.000 años más tarde. La tierra que era productiva,

30-3
Dos de las primeras plantas cultivadas en el Cercano Oriente fueron la cebada (Hordeum vulgare) (arriba) y el guisante (Pisum sativum) (abajo).

30-4
Los rebaños de animales domésticos, como estas ovejas karakul de Afganistán, devastaron extensas zonas del este del Mediterráneo a medida que su número aumentó. En muchos lugares tan sólo las plantas espinosas o venenosas para el ganado llegaron a sobrevivir, al mismo tiempo que muchos campos fértiles se convirtieron en zonas desérticas.

ocupada permanentemente por el hombre, podía ser adueñada, acumulada y pasar a los descendientes. En este sentido, el mundo se dividió en los cuasipermanentes grupos del "tener" y "no-tener", tal como se mantienen hoy en día.

La agricultura que se originó en el Cercano Oriente se expandió hacia el noroeste, extendiéndose por la mayor parte de Europa y llegando a las Islas Británicas hacia el 4.000 a.C. Al mismo tiempo, la agricultura se desarrolló independientemente en otras zonas del mundo. Existen pruebas de su práctica en la zona subtropical del río Amarillo, en China, aproximadamente al mismo tiempo que en el cercano Oriente. Varios géneros de cereales, conocidos con el nombre común de mijos, se cultivaban por sus granos, y eventualmente se les unió el arroz *(Oryza sativa)*, hoy en día uno de los cereales más apreciados en el mundo. Más tarde el arroz desplazó al cultivo de los mijos en la mayor parte de su extensión original. La soja o soya *(Glycine max)* ha sido cultivada en China durante al menos 3.000 años (Figura 30-5).

En otras zonas subtropicales de Asia se desarrolló una agricultura basada en el arroz, distintas legumbres y cultivos de raíces. Existen algunas pruebas arqueológicas del cultivo del arroz en Thailandia hace unos 10.000 años, pero es necesaria una investigación más profunda para establecerlo con seguridad. La humedad y las condiciones pluviométricas de los trópicos tienden a destruir la mayor parte de los testimonios de los que se vale un arqueólogo para analizar hechos tan antiguos. En Asia se domesticaron, hace mucho tiempo, animales como el búfalo acuático, el camello y la gallina, animales que jugaron un papel muy importante en el tipo de agricultura que allí se practicaba (Figura 30-6).

Con el tiempo, algunas plantas, como el mango *(Mangifera indica)* y los diferentes tipos de cítricos (*Citrus* spp.) se comenzaron a cultivar en Asia tropical, y otras, como el arroz y la soja, se expansionaron hacia el norte. El taro *(Colocasia esculenta)* es una planta comestible muy importante en Asia tropical, donde se cultiva por sus tubérculos, ricos en almidón; *Xanthosoma* es una planta comestible relacionada con la anterior originaria de los trópicos del Nuevo Mundo. *Colocasia* y otros géneros similares, incluyendo *Xanthosoma*, son una fuente de "poi", un alimento, rico en almidón, corriente en las islas del Pacífico, incluyendo Hawaii, que llevaron los colonizadores polinesios hace unos 1.500 años.

El bananero *(Musa × paradisiaca)* es una de las plantas cultivadas más importantes que proceden de Asia tropical; sus frutos son un alimento corriente de las zonas tropicales del mundo. En otros países, donde se consumen los dos tercios de la producción de bananas, existe una variedad más rica en almidón que es mucho más utilizada como alimento que las variedades dulces, éstas últimas más familiares en las regiones templadas. Los bananeros silvestres tienen unas semillas grandes y fuertes pero las variedades cultivadas, como también

30-5
La soja, Glycine max, ha sido un cultivo muy importante en los Estados Unidos en los últimos 50 años. Es una de las plantas cultivadas más ricas en nutrientes; las semillas contienen un 40-45 % de proteínas y un 18 % de grasas y aceites. En la región asiática, la soja se emplea para preparar una especie de cuajada y salsas, entre otros productos. La soja sólo puede cultivarse en las regiones templadas; más de la mitad de la producción mundial corresponde a los Estados Unidos. Como muchas leguminosas, la planta de soja posee bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos de sus raíces, con lo que puede obtener el nitrógeno necesario para su crecimiento con relativa facilidad y además enriquecer el suelo con este elemento. En los Estados Unidos, con frecuencia este cultivo se alterna con el del maíz, principalmente para interrumpir los ciclos biológicos de los nematodos e insectos parásitos de estos dos importantes cultivos.

La agricultura en el Nuevo Mundo

Paralelamente se desarrolló la agricultura en Norte y Sudamérica. No parece que ningún cultivo haya sido

(a)

(b)

30-6
El arroz, Oryza sativa, proporciona la mitad del alimento que consumen 1.600 millones de personas en todo el mundo, y más de la cuarta parte de la dieta de otros 400 millones. Ha sido cultivado durante más de 6.000 años y en la actualidad se cultiva en una extensión equivalente a 145 millones de hectáreas, aproximadamente un 11 % de la tierra cultivable en todo el planeta. El arroz es fundamental para la elaboración de algunas bebidas alcohólicas como el sake, una especie de vino de consumo tradicional en Japón. Cuando el arroz se cultiva en campos inundados, a menudo se crían en ellos peces, que se pescan durante la temporada de cosecha. Desde su establecimiento en Filipinas en 1962, el Instituto Internacional para la Investigación del Arroz (del inglés International Rice Research Institute*) ha conseguido logros muy importantes en la mejora de este cultivo. En esta figura podemos ver (a) las terrazas de los campos de arroz y (b) los búfalos acuáticos que se emplean en su cultivo, en Bali (Indonesia).*

30-7
El algodón, plantas del género Gossypium, es una de las plantas cultivadas más importantes para la obtención de fibras vegetales. Parece ser que fue cultivado por primera vez, de manera independiente, en África y/o India (la misma especie), México (una especie distinta) y el occidente de Sudamérica (una tercera). Aunque el algodón se ha cultivado durante miles de años por su aplicación textil, también se ha convertido en una fuente importante de aceite comestible durante el siglo pasado. El algodón que se cultiva en la actualidad en casi todo el mundo procede de la variedad poliploide del Nuevo Mundo; las especies diploides del Viejo Mundo se cultivan sólo a pequeña escala local.

muchas variedades de cítricos, carecen de ellas. El bananero llegó a África hace unos 2.000 años, y fue llevado a América poco después de los viajes de Colón.

Hubo también una temprana domesticación de plantas en África, pero, de nuevo, existen pocas evidencias directas de la datación de sus orígenes. De todos modos, existe un intervalo de al menos 5.000 años entre el origen de la agricultura en la Media Luna fértil y su aparición en el extremo sur del continente africano. Inicialmente en África se cultivaron cereales como el sorgo (*Sorghum* spp.), y diversos tipos de mijos (*Pennisetum* spp. y *Panicum* sp.), hortalizas como la algalia (*Hibiscus esculentus*), hortalizas de tubérculo, principalmente ñames (*Dioscorea* spp.) y algodón (*Gossypium*). Las diversas especies de algodón están ampliamente distribuidas como plantas silvestres en lugares áridos estacionalmente pero de clima suave, y son de clara utilidad; los largos pelos de sus semillas son aptos para el uso textil (Figura 30-7). Se conocen fragmentos de tejido de algodón procedentes de la India con 4.500 años de antigüedad. Las semillas del algodonero también se han empleado para la extracción de su aceite, y la masa remanente después de la extracción del aceite se usa como pienso para animales. El café *(Coffea arabica)* es otro cultivo de origen africano. Su cultivo es mucho más tardío que el de las plantas antes mencionadas, pero actualmente es un cultivo tropical importante.

llevado por el hombre del Viejo al Nuevo Mundo antes de 1492. Se sabe con seguridad que los perros fueron traídos por los inmigrantes de Norteamérica que cruzaron el estrecho de Bering, pero fueron los únicos animales domésticos que se trajeron consigo. Esto atestigua la valía de estos animales para la protección, la caza, la ganadería y, comúnmente, como fuente de alimento. Ello también puede estar relacionado con la temprana domesticación del perro, pues probablemente fue el primer animal en permanecer junto al hombre en un estado más o menos permanente.

Las plantas que se cultivaron por primera vez en el Nuevo Mundo fueron distintas a aquellas que se cultivaron en el Viejo Mundo. En lugar de trigo, cebada, y arroz se cultivó maíz (*Zea mays*; Figura 30-8); y por lo que se refiere a legumbres, en lugar de lentejas, garbanzos y guisantes, los habitantes del Nuevo Mundo plantaron judías o frijoles (*Phaseolus vulgaris*), judiones (*Phaseolus lunatus*) y cacahuetes (*Arachis hypogaea*). Entre otros cultivos importantes de Méjico, destacan el algodón (*Gossypium* spp.), el chile y el pimiento rojo (*Capsicum* spp.), el tomate (*Lycopersicon* spp.), el tabaco (*Nicotiana tabacum*), el cacao (*Theobroma cacao*, productora del cacao, el ingrediente más importante del chocolate), la piña americana (*Ananas comosus*), las calabazas (*Cucurbita* spp.) y el aguacate (*Persea americana*). El algodón se domesticó independientemente en el Viejo y el Nuevo Mundo, con especies diferentes según las zonas de cultivo. Su cultivo en Méjico data de unos 4.000 años, y mucho más en Perú. Los algodoneros del Nuevo Mundo son poliploides, y representan la mayor parte del algodón cultivado en el mundo, mientras que las plantas de algodón del Viejo Mundo son diploides. Después de que las diversas plantas cultivadas en el Nuevo Mundo fueran descubiertas por los europeos, con posterioridad a Colón, muchas de ellas se introdujeron en Europa y de ahí se dispersaron al resto del mundo. No sólo algunas de estas plantas fueron nuevas para los europeos, sino que algunas especies, como las del algodón procedente del Nuevo Mundo, eran mejores que las ya plantadas en Eurasia, de manera que pronto reemplazaron los cultivos.

La prueba más antigua con que se cuenta en Méjico del cultivo de plantas data de unos 9.000 años atrás, pero se considera que la agricultura extensiva no se estableció firmemente hasta mucho más tarde. Las evidencias de que disponemos sugieren que la domesticación de plantas empezó mucho más tarde en el Nuevo Mundo que en Eurasia. Muchos de los cultivos que se iniciaron en Méjico pronto se extendieron a partir de América Central y Méjico hacia el norte, llegando a Canadá. Cultivos similares ocupaban extensas áreas en las tierras bajas e intermedias de Sudamérica. De hecho, es posible que la agricultura, se desarrollara independientemente en Méjico y Perú, hecho que no se puede asegurar con las pruebas de que disponemos en la actualidad. Los primeros testimonios sobre la agricultura en Perú resultan tan antiguos como los de Méjico, y algunas plantas cultivadas, como el tomate y el cacahuete, podrían haber sido llevadas perfectamente por el hombre de Sudamérica a Méjico.

30-8
El maíz, Zea mays, es el cultivo más importante de los Estados Unidos. En un principio utilizado para la alimentación humana, hoy en día es uno de los alimentos básicos de los animales domésticos. En los Estados Unidos, se emplea para tal fin alrededor del 80 % de la producción. En tiempos de Colón el maíz se cultivaba desde el sur de Canadá hasta el sur de Sudamérica. Se reconocen cinco tipos de maíz según sus aplicaciones: maíz para palomitas, maíz para extracción de harina, maíz "dulce", maíz duro y maíz dentado. El maíz dentado, cuyos granos tienen una prominencia característica y es el más cultivado en el "cinturón verde" de los Estados Unidos, se utiliza primariamente como forraje.

En la región norte de los Andes, en Sudamérica, se desarrolló un tipo de agricultura distinto (Figura 30-9), basado en cultivos de plantas con tubérculos como la patata o papa (*Solanum tuberosum* y especies relacionadas), y de semillas, como la quinoa (*Chenopodium quinoa*) y los altramuces (*Lupinus* spp., de la familia de las Fabáceas). La patata se cultivaba en la mayor parte de las montañas de Sudamérica en tiempos de Colón, pero no alcanzó América Central o Méjico hasta que fue llevada allí por los españoles. La patata ha sido uno de los alimentos más importantes en Europa durante dos siglos, produciendo más del doble de calorías por hectárea que el trigo.

(a)

(b)

(c)

(d)

30-9
En las grandes alturas de los Andes, en Sudamérica, se desarrolló un tipo de agricultura muy particular. (a) Campos cultivados en las montañas del noroeste de Argentina. (b) Un campo de patatas (Solanum tuberosum) en Ecuador. Tan sólo se ha empleado una parte mínima del potencial genético disponible para mejorar la productividad de tal planta, uno de los cultivos más importantes en todo el mundo. (c) Tres de los cuatro cultivos de tubérculos más significativos de los Andes, en un pequeño mercado de Tarma (Perú) –las patatas (Solanum tuberosum), el añu o capuchina (Tropaeolum tuberosum), el ullucu (Ullucus tuberosus). El ullucu, que puede crecer a mayor altura que la patata, produce tubérculos muy grandes y nutritivos; podría llegar a ser un cultivo muy útil en todo el mundo. El cuarto ejemplo de planta con tubérculos que se cultiva comúnmente en los Andes es la oca (Oxalis tuberosa), que incluso llega a cultivarse de forma limitada en Nueva Zelanda y otros muchos países. Los agricultores andinos suelen liofilizar de manera natural los tubérculos de las cuatro plantas mencionadas para almacenarlos y consumirlos posteriormente. (d) La quinoa es una planta productora de grano de la familia Chenopodiaceae. Es también un cultivo destacado de la región andina –en la foto un campo en el norte de Chile–, y en la actualidad se ensaya su cultivo a gran escala.

EL ORIGEN DEL MAÍZ

El maíz difiere en tal manera de sus antepasados que

durante mucho tiempo no han podido ser identificados con certeza. Actualmente sabemos, sin embargo, que el maíz es la forma domesticada de una gramínea silvestre mejicana, el teosinte (*Zea mexicana*). El teosinte tiene espigas estrechas con dos hileras de semillas, cada una de ellas protegida por una cubierta muy endurecida. Sus semillas son difíciles de moler, pero son fáciles de utilizar una vez que se han cocido y han estallado, como las palomitas de maíz. El teosinte crece en localidades dispersas desde el norte de Chihuahua, México, hasta Honduras. Se puede encontrar como mala hierba en los campos de maíz y en los márgenes de los cultivos, y también como planta silvestre en los bosques con sequía invernal o en las laderas escarpadas de las elevaciones medias de México. Es capaz de formar híbridos fértiles con el maíz dondequiera que se encuentren juntos. El maíz se conoce sólo como planta cultivada.

La selección de las formas cultivadas de maíz comenzó en México hace más de 7.000 años. El proceso supuso, inicialmente, la selección de plantas que produjeran más hileras de semillas, tal y como el girasol moderno tiene muchas más flores, y consecuentemente, semillas, que el girasol primitivo. Hugh Iltis, de la Universidad de Wisconsin, ha sugerido que la espiga actual del maíz es homóloga con respecto a la porción terminal de una espiga lateral del teosinte, una estructura en principio totalmente estaminada (sólo con flores masculinas) que se convirtió más tarde en pistilada (sólo con flores femeninas) por efecto de una mutación con efectos drásticos. El cambio se acompañó del acortamiento y engrosamiento de toda la inflorescencia. Esto podría estar relacionado con el fenómeno de la transposición genética que se da en el maíz, cuyo estudio condujo a Bárbara McClintock a obtener el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1983. Los granos en la espiga de maíz se encuentran en cálices poco profundos de la espiga que difieren mucho de los del teosinte, más profundos, y donde se encuentran los granos también más duros; además, ningún ejemplar de teosinte silvestre tiene una espiga pistilada en posición central, hecho que se da en el maíz.

El descubrimiento de una nueva especie de maíz silvestre perenne, *Zea diploperennis*, ha supuesto un interesante progreso en la historia de la evolución del maíz. Fue encontrada por Rafael Guzmán, un estudiante de la Universidad de Guadalajara, en 1978, en las montañas cercanas a Guadalajara, Méjico. Esta especie es capaz de producir híbridos fértiles con el maíz anual y lleva genes de resistencia a varios de los principales grupos de virus que infectan el maíz en los Estados Unidos, y para los cuales no se conoce ningún otro tipo de resistencia. Mediante el uso de esta especie los criadores de plantas también han sido capaces de desarrollar un maíz perenne, que puede ser útil en los suelos poco fértiles de las zonas subtropicales, y de hecho se está ya probando en el norte de Argentina. *Zea diploperennis* se encuentra de forma natural solamente en algunos campos pequeños de las montañas de su área de distribución, y podría haber desaparecido por efecto de la extensión de las zonas cultivadas sin llegar a ser conocida por la ciencia.

30-10
El girasol, Helianthus annuus, es un cultivo importante debido al aceite que se extrae de sus semillas. Fue domesticado hace más de 3.000 años en lo que actualmente es la faja central de los Estados Unidos.

Otras plantas se domesticaron fuera de estos importantes centros. Tal es el caso del girasol (*Helianthus annuus*), que fue cultivado por primera vez por los indios de Norteamérica que habitaban en lo que actualmente es Estados Unidos (Figura 30-10). Otra planta muy importante del Nuevo Mundo, la mandioca (también llamada casava o yuca), fue domesticada en las zonas áridas de Sudamérica, pero hoy en día se cultiva a mayor escala en los trópicos de todo el mundo (Figura 30-11).

Aunque la familiar patata o papa es una especie de la familia de las Solanaceae, la batata o camote (*Ipomoea batatas*), reconocible por la floración de sus campos, es una especie de la familia de las Convolvulaceae, y en nada está relacionada con la patata. En tiempos de Colón, la batata se cultivaba ampliamente en Sudamérica y América Central, pero también se extendía a algunas islas del Pacífico, tan lejanas como Hawaii y Nueva Zelanda, donde fue llevada aparentemente por seres humanos durante antiguos viajes. Con posterioridad a la época de Colón, la batata se convirtió en una planta cultivada muy importante en la mayor parte de África y Asia tropical.

En el Nuevo Mundo se domesticaron muy pocos animales. Entre los pocos animales originarios de la zona de encuentran el llamado Pato Real (*Cairina moschata*), el pavo, el conejo de Indias, la llama y la alpaca. También se organizaron, como se produjo anteriormente en Eurasia, pueblos y ocasionalmente grandes ciudades, siempre y cuando el sistema agrícola estuviera bien desarrollado para soportarlos. Se cultivaba ex-

(a)

(b)

30-11
La mandioca o yuca, Manihot esculenta, es uno de los cultivos de raíz más valiosos de la región tropical. La tapioca se obtiene al calentar el almidón extraído de las raíces de la planta sumergiéndolo en agua caliente. Algunas de las variedades cultivadas, como la mandioca o yuca amarga, poseen compuestos cianógenos tóxicos que deben ser eliminados con anterioridad a su consumo. (a) Cultivo de mandioca en un claro de bosque en el sur de Venezuela. (b) Una mujer de la tribu Tirió del sur de Surinam pela una raíz de mandioca antes de su cocción.

tensivamente alrededor de dichos núcleos, pero no se encontraban grandes manadas de animales domésticos comparables a las que habían sido tan abundantes en toda Europa y Asia.

Cuando los europeos colonizaron el hemisferio Occidental, sin embargo, llevaron sus ganados consigo. Con el tiempo, estos ganados llevaron al mismo tipo de desastre ecológico a zonas del Nuevo Mundo de modo similar a como había ocurrido milenios atrás en el Cercano Oriente y otras partes de Eurasia. Muchas comunidades vegetales naturales no pueden ser convertidas fácilmente en pastos. Por ejemplo, la tan extendida tala de bosque tropical húmedo para conseguir pastos ha sido destructiva en todos los lugares donde se ha intentado. En la mayoría de los casos, los pastos en tales zonas son sólo productivos en un corto espacio de tiempo, hasta que se agotan los nutrientes del suelo, y deben ser a menudo abandonados después de un máximo de diez o quince años.

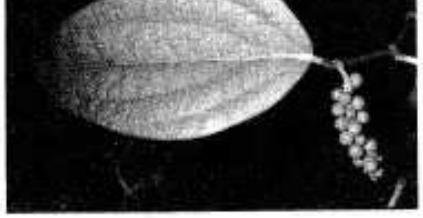
Hierbas aromáticas y especias

Las moléculas que producen las plantas principalmente para protegerse contra los insectos y otros herbívoros fueron tratadas en el capítulo precedente. Estas moléculas contribuyen al olor y al sabor de muchas plantas y de ahí que estos rasgos distintivos hayan sido aprovechados por el hombre desde la prehistoria. Algunas de estas moléculas hacen que las plantas sean venenosas para el hombre y otros animales, mientras que otras añaden características que las hacen apetecibles.

Las *especias* –partes de las plantas, de sabores fuertes, usualmente ricas en aceites esenciales– pueden derivarse de raíces, corteza, semillas, frutos o yemas de dichas plantas. Por otra parte, las *hierbas aromáticas* son usualmente hojas de plantas herbáceas, aunque el laurel o la hoja del laurel y otros condimentos derivados de árboles y arbustos se consideran también hierbas aromáticas. En la práctica, las hierbas aromáticas y las especias se relacionan completamente. Todas ellas han sido utilizadas tradicionalmente por el hombre para condimentar los alimentos, especialmente si éstos se rancialban o estropeaban.

Las hierbas aromáticas y especias han sido utilizadas ampliamente en la cocina desde que se tiene noticia; la búsqueda de especias jugó un papel muy importante en los grandes viajes de portugueses, holandeses e ingleses que se iniciaron en el siglo XIII y que finalmente llevaron al descubrimiento de todo el mundo. Las especias más importantes procedían de Asia tropical; eran las responsables tanto de los largos viajes como de una gran cantidad de conflictos. Hacia el siglo III a.C., grandes caravanas de camellos –que a menudo requerían dos años para completar el viaje– transportaban las especias de Asia tropical a los países de la cuenca del Mediterráneo. Entre dichas especias se encontraban la canela (corteza de *Cinnamomum zeylanicum*), la pimienta negra (el fruto seco y molido de *Piper nigrum*; Figura 30-12), el clavo (yemas florales secas de *Eugenia aromatica*), el cardamomo (semillas de *Elettaria cardamomum*), el jengibre (rizomas de *Zingiber officinale*), y la nuez moscada y el macis (semillas y cubiertas de las mismas respectivamente, de *Myristica fragans*; Figura

Algunos cultivos tropicales también se han difundido mucho. Por ejemplo, el caucho (obtenido de varias especies arbóreas del género *Hevea*, de la familia Euphorbiaceae) se empezó a cultivar a escala comercial



30-12
La pimienta negra (Piper nigrum) es una especia muy conocida, utilizada durante miles de años.

30-13
La nuez moscada (Myristica fragans) es una de las especias tradicionales más importantes de Asia tropical. La propia especia de la nuez moscada se deriva de las semillas mientras que la especia macis procede de las cubiertas carnosas de las semillas, que aquí se observan como bandas de color rojo.

30-13). Los romanos lograron acortar el viaje a un año, al tomar ventaja del cambio estacional de los vientos monzones, con lo que podían alcanzar la India desde Adén; pero era todavía una empresa muy peligrosa y desconocida. Como consecuencia de los viajes de Colón, se trajo del Nuevo Mundo un número de especias más reducido, incluyendo la vainilla (vainas secas y fermentadas de las semillas de la orquídea *Vanilla planifolia*; ver Figura 29-17), pimientos rojos (*Capsicum* spp.) y pimienta inglesa (bayas de *Pimenta officinalis*).

En Europa y en la región Mediterránea por lo general, existían diferentes tipos de hierbas autóctonas, localmente más familiares, y quizá debido a ello, no tan preciadas como las especias que procedían de aquellos países lejanos. Entre ellas destacaban muchas especies de la familia de la menta (Menthaceae). En ella se incluyen el tomillo (*Thymus* spp.), la menta (*Mentha* spp.), la albahaca (*Ocimum vulgare*), el orégano (*Origanum vulgare*) y la salvia (*Salvia* spp.). Eran también importantes algunas especies de la familia del perejil (Apiaceae); como es el caso del perejil (*Petroselinum crispum*), el eneldo (*Anethum graveolens*), la alcaravea (*Carum carvi*), el hinojo (*Foeniculum vulgare*), el cilantro (*Coriandrum sativum*) y el anís (*Pimpinella anisum*). Algunos miembros de esta familia se cultivan por sus hojas (como por ejemplo el perejil), otros por sus semillas (como la alcaravea) y muchos por ambas cosas (como el eneldo y el cilantro).

El estragón o dragoncillo (*Artemisia dracunculus*) es una planta con hojas típicas de las plantas del género del ajenjo y la artemisia, del oeste de Estados Unidos y Canadá. La semilla de *Brassica nigra*, que es la base de la mostaza, procede asimismo de una planta nativa de Eurasia. Las hojas de laurel, obtenidas tradicionalmente del árbol de la región Mediterránea *Laurus nobilis*, y en la actualidad de *Umbellularia californica* de California y Oregón, constituyen otro condimento procedente de las especies de clima templado de la numerosa familia eminentemente tropical de los laureles (Lauraceae). El azafrán, muy popular en el Cercano Oriente y regiones vecinas, consiste en los estigmas secos de *Crocus sativus*, una pequeña planta bulbosa de la familia de los lirios (Iridaceae). Los estigmas se recogen laboriosamente a mano, lo que origina el elevado precio del azafrán y el hecho de que sea muy apreciado –tanto por su color como por su sabor.

El café, *Coffea arabica*, (Figura 30-14) y el té, *Camelia sinensis*, constituyen las dos bebidas más importantes del mundo; se consumen principalmente por el alcaloide estimulante que contienen, la cafeína. El café se obtiene de semillas de la planta del café que han sido secadas, tostadas y molidas, mientras que el té se prepara a partir de los brotes y hojas secas de la planta. El café, como se ha dicho anteriormente, se domesticó en las montañas del nordeste africano, mientras que el té se cultivó por primera vez en las regiones montañosas del Asia subtropical; sin embargo, ambos cultivos actualmente se hallan extendidos por todas las regiones cálidas del mundo. El café representa el sustento de unos 25 millones de personas en el mundo, y proporciona la más importante fuente de entrada de divisas para las 50 naciones tropicales que lo exportan. Un tercio del suministro mundial de café procede de Brasil.

30-14
El café, Coffea arabica, es un cultivo de suma importancia económica propio de las zonas tropicales. Es un miembro de la familia Rubiaceae, como la quina (Cinchona) productora del alcaloide quinina, de gran importancia médica. La familia Rubiaceae es una de las familias de fanerógamas más numerosas, cuenta con unas 6.000 especies, la mayoría de ellas tropicales.

La agricultura mundial

Durante los últimos 500 años, los cultivos más importantes se han extendido por todo el mundo y se han cultivado en las zonas óptimas. Los cereales más importantes –trigo, arroz y maíz– crecen en cualquier zona en la que el clima lo permita. Plantas desconocidas en Europa antes de los viajes de Colón, como son el maíz, los tomates y los pimientos (*Capsicum* spp.), se cultivan hoy en día por todo el mundo. Más de la mitad de la cosecha de girasol, cultivado por primera vez en la zona que hoy ocupan los Estados Unidos, actualmente se produce en la Unión Soviética. El girasol también ha desplazado a los tradicionales olivos para la obtención de aceite en muchas partes de España y algunos lugares de la región Mediterránea. En todo el mundo el girasol se cultiva cada vez más por su aceite, quedando en segundo lugar por detrás de la soja entre las plantas cultivadas para este propósito.

hace unos 150 años. La principal región productora de caucho es Asia tropical. Para el caucho, así como para muchas otras plantas, el cultivo fuera de su área natural de distribución ha sido favorable; en estos lugares las plantas se ven libres de plagas y enfermedades que las atacan normalmente en sus regiones originarias. Las palmeras de la especie *Elaeis guineensis* son nativas del oeste de África pero actualmente se cultivan en cualquier región tropical. Aunque sólo se llevan cultivando a gran escala en los últimos 75 años, constituyen actualmente un cultivo muy importante a nivel económico en los países tropicales. Entre otros cultivos, también figuran el café y los bananeros, ambos muy extendidos. El cacao, que fue semidomesticado por primera vez en las regiones tropicales de América Central y Méjico, constituye hoy en día un cultivo muy importante del oeste de África (Figura 30-15). La caña de azúcar (*Saccharum officinale*) fue domesticada en Nueva Guinea y regiones vecinas, mientras que la remolacha azucarera se desarrolló a partir de otras especies cultivadas en Europa. El ñame (*Dioscorea* spp.) es un cultivo tropical muy importante. En los trópicos se cultivan diversas especies de ñame, algunas procedentes del

30-15
El cacao, Theobroma cacao, es la planta de la que se derivan el cacao y el chocolate. Las vainas que se muestran en la fotografía contienen varias semillas grandes. El cacao se cultivó por primera vez en Méjico, donde el chocolate era considerado como bebida privilegiada entre los aztecas; en algunas ocasiones las semillas se empleaban como moneda.

oeste de África, otras del sudeste asiático, y en un número menor, y menos importantes, de Latinoamérica. Los mejores ñames se han distribuido recientemente por todas las zonas tropicales, y constituyen la prin-

EL CRECIMIENTO DE LA POBLACIÓN HUMANA

Los cerca de cinco millones de seres humanos que

tre los muy jóvenes, los ancianos, los enfermos, los incapacitados y las mujeres en tiempo de parto. Como consecuencia de tales factores, las poblaciones que dependen de la caza tienden a mantenerse en números

recolección. En economías basadas en la agricultura, sólo se necesita una pequeña fracción de tierra. En los pueblos y ciudades que surgieron debido a la actividad agrícola, el conocimiento humano se hizo mucho más

cipal fuente de alimento de muchos lugares. La mandioca o yuca (*Manihot* spp.) –productora de tapioca– es otro importante cultivo de rizoma en la región tropical. Originaria de zonas tropicales de Sudamérica, climáticamente caracterizadas por una estación seca, hoy en día se cultiva abundantemente en África y Asia (ver Figura 30-11).

Otra de las plantas cultivadas más importantes de las zonas tropicales es el cocotero (*Cocos nucifera*), que parece ser originario de la zona occidental del Pacífico tropical de Asia, pero que fue muy extendido en todo el oeste y centro del Pacífico antes de que los europeos exploraran tales regiones; las poblaciones naturales de cocoteros son raras en el este del Pacífico, con sólo algunas de ellas existentes en Centroamérica. La zona de distribución tan amplia del cocotero puede ser el resultado de la dispersión natural del mismo, por medio de la flotación de sus frutos en el mar, más que por la acción humana. Cada árbol produce de 50 a 100 frutos cada año, siendo éstos muy ricos en proteínas, aceites e hidratos de carbono. Las cáscaras de coco, las hojas, las fibras del fruto y los troncos se emplean para crear diversos artículos útiles, incluidos vestidos, edificaciones y herramientas.

La agricultura moderna se ha mecanizado extraordinariamente en las regiones templadas y en algunas partes de los trópicos. También se ha especializado mucho, ya que con sólo seis plantas –trigo, arroz, maíz, patata, batata y mandioca– directa o indirectamente (esto es, después de servir como alimento a animales) se consigue el 80 % de las calorías que consume el ser humano. Estas plantas son ricas en hidratos de carbono, pero no proporcionan una dieta equilibrada. Se consumen comúnmente junto con leguminosas, como judías o frijoles, guisantes, lentejas, cacahuetes y soja, ricas en proteínas, y hortalizas de hoja, como lechugas, coles, espinacas (*Spinacia oleracea*), y acelgas, abundantes en vitaminas y sales minerales. Los frutos de plantas como el girasol y el olivo proporcionan grasas, que también son necesarias para la dieta humana.

Además de los seis cultivos más importantes, existen otros ocho de considerable importancia para el hombre: la caña de azúcar, la remolacha azucarera (Figura 30-16), las judías o frijoles, la soja, la cebada, el sorgo, el coco y el bananero. Junto con los seis mencionados anteriormente, estos cultivos representan la mayor parte de los que se emplean como fuente de alimento.

Existen grandes diferencias regionales por lo que se refiere a la alimentación humana. Por ejemplo, el arroz (ver Figura 30-6) supone más de las tres cuartas partes de la dieta en muchos países asiáticos, y el trigo (ver Figura 30-17) domina de manera similar en Norteamérica y Europa. El maíz se puede cultivar eficazmente en muchas partes del mundo, tan sólo contando con irrigación artificial, cosa que no es necesaria para el trigo. Tal como veremos más adelante, uno de los objetivos de la mayor importancia para el ser humano es el aumento de la producción de los cultivos más importantes y el descubrimiento de nuevos cultivos adicionales.

vivían hace 11.000 años representaban el mayor grupo de mamíferos distribuido por todo el mundo. Sin embargo, y con el tiempo, este número se ha incrementado a un ritmo acelerado debido al progreso de la agricultura.

Una característica notable de los grupos humanos que basan su vida en la caza es la autorregulación estricta de su número. Una mujer nómada no puede llevar más de un hijo consigo y el equipaje, aunque éste sea mínimo. Cuando los métodos sencillos de regulación de la natalidad –como la abstención sexual– no son efectivos, tal mujer puede recurrir al aborto, o más frecuentemente, al infanticidio. Además, existe una mortalidad natural alta, particularmente en-

30-16
La remolacha azucarera, Beta vulgaris, *no es más que una variedad de la remolacha común, que ha sido seleccionada a partir de variedades que inicialmente se utilizaban como pienso y no como un cultivo de raíz. Mediante la selección, el contenido de azúcar ha aumentado del 2 % a más del 20 %. La remolacha fue domesticada en Europa, donde sus hojas se han empleado como alimento durante mucho tiempo. La remolacha suiza es otra variedad de remolacha que se cultiva por sus hojas comestibles. Durante más de 300 años la remolacha se ha usado para obtener azúcar, cuya producción compite con la de la caña de azúcar, otra planta productora de azúcar que se cultiva en los trópicos y cuyo producto se exporta a los países desarrollados. En 1984 la producción de azúcar no refinado a partir de la remolacha azucarera llegó a ser de 2,5 millones de toneladas, lo que equivale a un tercio del total de azúcar consumido.*

reducidos. Además, no existen incentivos para la especialización en el conocimiento o habilidades; las técnicas básicas de las cuales depende la supervivencia individual son de la mayor importancia.

Una vez que la mayor parte de los seres humanos se hizo sedentaria, no hubo más necesidad de limitar el número de nacimientos, y los hijos representaban una ventaja a sus familias, más de lo que lo representaban en tiempos anteriores, ya que podían ayudar en las tareas agrícolas y otras faenas. La población podía vivir en núcleos más densos que los de cualquier tiempo pasado. Como media, se requiere una área de 5 kilómetros cuadrados para proveer de alimento a una familia en los sistemas económicos basados en la caza y la

30-17
Trigo, Triticum aestivum, *cultivado con técnicas actuales. Cultivado por primera vez en el Cercano Oriente, el trigo ha llegado a ser el cultivo más extendido en el mundo actual, junto con la cebada, que se usa actualmente como forraje y como productora de malta para la elaboración de cerveza, probablemente fueron las primeras plantas que se cultivaron. El trigo es el cereal más empleado en la elaboración de pan debido a las características especiales de sus proteínas que forman una sustancia viscosa, el gluten, que facilita el manejo y la consistencia de la masa.*

especializado. Debido a que los esfuerzos de algunos proporcionaban el alimento para el resto, los modos de vida se diversificaron más y más. Aparecieron mercaderes, artesanos, banqueros, maestros, poetas y toda la rica mezcla de oficios que componen la comunidad moderna. El desarrollo de la agricultura puso a la sociedad humana en su rumbo moderno.

Como consecuencia de la evolución de la agricultura, la población humana se situó en los 150 millones, distribuida por todo el mundo, hacia el inicio de la era cristiana. En un período de 8.000 años, la población humana había aumentado 25 veces su número. Hacia 1650 el número de seres humanos había alcanzado los 500 millones, muchos de ellos concentrados en los centros urbanos (Figura 30-18). El desarrollo de las ciencias y la tecnología, junto con el proceso de industrialización, trajo profundos cambios en la vida de los hombres y su relación con el mundo natural. La tasa de natalidad se ha mantenido esencialmente constante en todo el mundo desde el siglo diecisiete, pero la tasa de mortalidad ha decrecido dramáticamente a nivel regional, con el resultado global del aumento sin precedentes de la población total. En el siglo veinte, la tasa de natalidad ha descendido en los países desarrollados.

30-18
Londres fue una de las ciudades más prósperas de la Europa del siglo XVII. Su influencia llegó a regiones muy lejanas, en los tiempos en que la población mundial crecía rápidamente y alcanzaba los 1.000 millones de habitantes, allá por el año 1850.

En 1986 existían en nuestro planeta unos 5.000 millones de habitantes; doblándose el número por última vez desde 1950, en tan sólo 36 años. En 1986 una cuarta parte de la población vivía en los países desarro-

los países desarrollados; esta cifra constituía ya más de la mitad del total exportado por los países desarrollados en aquel año. La solución del problema de nutrición de la población humana debe resolverse en las

LA AGRICULTURA EN EL FUTURO

La situación actual

modos, aún existen muchos problemas. Los costes energéticos de la producción agrícola son muy elevados, tanto en Estados Unidos como en muchos otros países desarrollados. La agricultura moderna depende

lados (Estados Unidos, Canadá, Europa, Unión Soviética), Japón, Australia y Nueva Zelanda), un 22 por ciento en China y el resto en las zonas menos desarrolladas, coincidiendo muchas con países tropicales o subtropicales, al menos en parte. La velocidad de crecimiento de la población humana es tan incomprensible como su enorme tamaño. La tasa de natalidad de los Estados Unidos ha descendido drásticamente desde 1972, y la población puede llegar a estabilizarse en el próximo siglo si se mantienen las tendencias actuales. Aunque podemos encontrar muchos patrones similares en la mayoría de los países desarrollados, la visión general es, desafortunadamente, muy distinta.

En conjunto, la población mundial crece un 1,7 % anualmente. Esto significa que cada minuto nacen unos 160 niños –más de 230.000 al día, o bien, 85 millones al año. Un alto porcentaje de seres humanos que viven en los países subdesarrollados –normalmente entre el 42 y 50 por ciento– tienen menos de 15 años; en comparación con el 22 % de los países desarrollados. Estos individuos no han alcanzado todavía la edad en la cual se suelen reproducir. Consecuentemente, la regulación del crecimiento de la población en los países en vías de desarrollo no puede llevarse a cabo a corto plazo, aunque la política gubernamental y la elección individual así lo intenten. Así, se ha predicho que en el año 2000 la población mundial será de 6.200 millones y unos 8.000 millones en el año 2020.

Aunque se prevé que la población mundial se va a estabilizar a lo largo del siglo XXI entre 8.000 y 14.000 millones, las próximas décadas representan uno de los períodos más difíciles que haya afrontado la raza humana (Figura 30-19). En 1983 el Banco Mundial estimó en cerca de 1.000 millones las personas que vivían en la más absoluta pobreza. Una condición que expresaba su presidente, Robert McNamara, como "caracterizada por malnutrición, analfabetismo, enfermedad, entorno miserable, alta mortalidad infantil, y bajas esperanzas de vida, así como por el hecho de encontrarse por debajo de cualquier definición razonable de decencia humana". Por lo menos la mitad de tales personas están malnutridas, y a mediados de los 80, más de 10 millones de niños, menores de 5 años de edad, morían de hambre en los trópicos cada año, o bien morían por enfermedades directamente relacionadas con ella.

Como veremos más detalladamente en el próximo Capítulo, adolecemos de la tecnología agraria necesaria para convertir en permanentemente productivas la mayor parte de las tierras de los trópicos. La mayor parte de los lugares del mundo que pueden ser cultivados utilizando las técnicas agrarias disponibles lo están ya. Aunque existen muy pocas tierras que puedan añadirse a las ya cultivadas, la mayor parte de la población mundial que vive en los trópicos y que aumenta rápidamente debe obtener su alimento de alguna manera. Esta tarea no se puede realizar exportando los excedentes de las tierras más productivas de los países desarrollados. En 1983, tan solo el 8 % de los alimentos consumidos en los países en vías de desarrollo procedía de mismas regiones donde vive la mayor parte de los habitantes: los trópicos y subtrópicos.

La Organización para la Alimentación y la Agricultura de las Naciones Unidas (FAO) ha estimado necesario un incremento del 60 % de la producción mundial de alimentos para que el año 2000 la población mundial se encuentre adecuadamente nutrida. Siendo realistas, parecen haber pocas esperanzas de obtener tales objetivos, aunque debemos intentar acercarnos lo máximo posible. En algunas zonas tropicales, como la región al sur del Sahara en África, la producción alimentaria per capita está descendiendo en la actualidad. Recientemente, incluso la producción alimentaria *total* ha descendido en esa zona tan extensa, cuya población es de unos 400 millones y en crecimiento. Para los ciudadanos de los Estados Unidos, que gastan en promedio menos de la quinta parte de sus ingresos en comida, el coste creciente de los alimentos puede ocasionar ya serias preocupaciones. Para aquellos individuos de países subdesarrollados, que gastan del 80 al 90 % de los ingresos en comida, esto puede significar su sentencia de muerte. De hecho, en países como Bangladesh, Haití, y regiones como las del Este de África, las personas se mueren cada vez en mayor número por falta de alimento. ¿Cómo se puede mejorar esta situación?

30-19
Estos individuos, que viven en las afueras de Tegucigalpa (Honduras), representan las condiciones de vida de la mayor parte de la población mundial. Sus perspectivas dependen directamente de la limitación del crecimiento demográfico, de su incorporación a la economía mundial global y del descubrimiento y mejora de nuevos métodos agrícolas, más productivos, que se puedan aplicar en las regiones tropical y subtropical.

El primer avance significativo que llevó a un incremento masivo de la producción agraria fue el desarrollo del riego (Figura 30-20). La necesidad de proporcionar agua a los cultivos ha sido siempre tan evidente que ya se practicaba en el Cercano Oriente hace unos 7.000 años, y se desarrolló independientemente en Méjico hace unos 3.000 años. Durante los dos últimos siglos se ha desarrollado una maquinaria para la agricultura cada vez más especializada y eficiente, y se han logrado mayores aumentos en la producción. Los fertilizantes, cuya producción depende fuertemente del uso de combustibles fósiles, se han aplicado ampliamente en los cultivos. Uno de los grandes problemas mundiales consiste en el modo de utilizar las mejoras de la productividad, que han sido posibles gracias a la mecanización, el riego y la fertilización, sin desplazar simultáneamente a millones de trabajadores. Hacia finales del siglo XX, en la mayor parte de los países en vías de desarrollo más de las tres cuartas partes de la población están directamente relacionadas con la producción alimentaria, mientras que en los Estados Unidos no se llega al tres por ciento.

La investigación ha hecho muchísimo por mejorar la agricultura. En los Estados Unidos, con la cesión de tierras a las universidades y las estaciones experimentales agrarias del estado asociadas, se han logrado contribuciones muy importantes en este aspecto. De todos asimismo de un sistema de distribución complejo, que es caro en términos energéticos y puede ser interrumpido fácilmente. Una proporción significativa de cada cultivo se pierde debido a los insectos y a otras plagas, la cantidad exacta depende de la región y del año. En muchos lugares se pierde adicionalmente una parte significativa después de la cosecha, bien sea por deterioro o por la acción de insectos, ratas, ratones y otras plagas. El agua es cada vez más cara en muchos lugares, y la calidad de los suministros municipales de agua es a menudo mermada por las afluencias desde los campos que han sido tratados con fertilizantes o pesticidas. La erosión del suelo es un problema muy extendido, y se incrementa con la intensidad de las actividades agrícolas (Figura 30-21). Se han realizado muchos esfuerzos para conseguir mejoras en la productividad de los cultivos, la protección frente a plagas y la eficacia con que los cultivos emplean el agua. Cada uno de ellos se discutirá posteriormente en este Capítulo.

30-20
Este regadío de algodón en Texas (Estados Unidos) es un ejemplo de la agricultura intensiva moderna. Sin embargo, a largo plazo, la irrigación puede suponer problemas ambientales muy serios, especialmente si se asocia a un uso intensivo e indiscriminado de pesticidas y herbicidas. El cultivo del algodón es el que emplea más pesticidas que cualquier otro en todo el mundo.

30-21
La utilización del sistema de cultivo sin arada previa, que combina prácticas culturales antiguas y modernas, ha aumentado rápidamente. Hacia el año 2000, alrededor del 65 % de los terrenos cultivables de los Estados Unidos se explotarán mediante esta técnica. Con este sistema se evita prácticamente toda erosión. Este hecho se muestra en el cultivo de maíz sin arada previa, sembrado en un campo de tréboles (derecha), en comparación con el cultivo convencional (izquierda). Esta fotografía se tomó poco tiempo después de una tormenta primaveral. Mediante esta técnica sin arada, el gasto global de energía para la producción de maíz y soja se reduce en un 7 % y 18 %, respectivamente, y las cosechas pueden ser iguales o mayores en cantidad que las obtenidas por métodos convencionales.

La mejora de la calidad de los cultivos

El acercamiento más prometedor a la mitigación del problema de la alimentación mundial parece ser que reside en la mejora de los cultivos ya existentes. La

gorosas. Las variedades que se quieren cruzar deben sembrarse en hileras alternas, retirando las inflorescencias masculinas de una de ellas a mano, de manera que todas las semillas que se produzcan a partir de dichas plantas serán híbridas. Mediante una selección cuida-

mejoradas de trigo, maíz y arroz, producidas en tales centros, han hecho posible el incremento de la productividad agrícola de países como Méjico, India y Pakistán, lo que se ha dado en llamar Revolución Verde. Las técnicas de reproducción, fertilización e injerto

permite doblar el número cromosómico de las células vegetales tratadas.

El triticale combina la alta producción del trigo con las características de vigorosidad de crecimiento del

mayor parte de las tierras aptas para el cultivo se encuentran ya explotadas, y una mayor aportación de agua, fertilizantes y otros productos químicos a los cultivos no es económicamente factible en muchas partes del mundo. Por lo tanto, la mejora de los cultivos existentes es de una importancia excepcional. Esta mejora supone no tan sólo el incremento de la producción de los cultivos, sino también el aumento de la cantidad de proteínas y otros nutrientes que contienen. La *calidad* de las proteínas de los alimentos vegetales es de vital importancia para la nutrición humana: los animales, incluido el hombre, deben ser capaces de obtener de los alimentos las cantidades indispensables de aminoácidos esenciales –aquellos que no pueden sintetizar por sí mismos. De los 20 aminoácidos necesarios para el hombre, ocho de ellos deben ser suministrados por el alimento; los 12 restantes pueden ser sintetizados por el cuerpo humano. Las plantas que se han seleccionado por un mayor contenido proteico, sin embargo, tienen mayores requerimientos de nitrógeno y otros nutrientes que sus antepasados menos modificados. Por esta razón, los cultivos mejorados no son apropiados para crecer en las tierras de poco valor agrícola, allí donde serían especialmente útiles.

La calidad de los cultivos puede desarrollarse también en otros aspectos que no sean la composición proteica y su cantidad. Las nuevas variedades de plantas descubiertas pueden ser también más resistentes a las enfermedades, por contener metabolitos secundarios que las hacen desagradables a sus herbívoros; pueden ser más atractivas en la forma o el color (como las manzanas de color rojo más brillante), más aptas para el almacenamiento y el transporte marítimo (como los tomates, que se apilan bien en cajas); o bien se pueden mejorar otros aspectos que sean importantes para el cultivo en cuestión.

Durante décadas, las personas encargadas de producir nuevas variedades de plantas, examinando pacientemente la diversidad genética disponible y produciendo híbridos cada vez mejores, han creado miles de variedades mejoradas de los cultivos más importantes (Figura 30-22). Típicamente, se producen y evalúan miles de híbridos con objeto de encontrar unos pocos que representen una mejora genuina de los cultivos ya existentes. Por ejemplo, la producción de maíz por hectárea en los Estados Unidos se incrementó ocho veces entre los años treinta y los ochenta, aunque se utilizara en el proceso una mínima parte de la diversidad genética de esta extraordinaria planta.

El maíz híbrido

El aumento de la producción de maíz se hizo posible principalmente gracias a la introducción de semillas híbridas que para obtenerlas se utilizan como progenitores diversas líneas obtenidas por endogamia (asimismo de origen híbrido). Cuando tales líneas se cruzan, la semilla resultante produce plantas híhíbridas muy vigorosas de las mejores líneas cruzadas, se pueden producir los híbridos de maíz más vigorosos y apropiados para el cultivo en una zona determinada. Debido a la uniformidad de las características de las plantas híbridas, éstas son fáciles de cosechar y dan lugar a producciones más altas que los individuos no híbridos. Menos del 1 % del maíz que se cultivaba en Estados Unidos en 1935 era híbrido, mientras que hoy en día lo es virtualmente en su totalidad. Actualmente se necesita mucho menos trabajo para conseguir mayores producciones por hectárea de lo que se requería antes.

El progreso en los centros internacionales de reproducción vegetal

Durante las pasadas décadas se han realizado multitud de esfuerzos para aumentar las producciones de trigo y otros cereales, particularmente en las regiones cálidas. Estos intentos que han traído consigo aumentos notables en las cosechas, se han llevado a cabo principalmente en los centros internacionales de mejora vegetal, situados en las áreas subtropicales. Estas variedades

30-22
Norman Borlaug, al que se le concedió el Premio Nobel de la Paz en 1970. Borlaug lideró un proyecto de investigación apoyado por la Fundación Rockefeller que desarrolló nuevas variedades de trigo en el Centro Internacional para la Mejora del Maíz y el Trigo (CIMMYT) en México. Después de ser plantadas por todo el país, estas nuevas variedades de trigo cambiaron la condición de México, dejando de ser un país importador de trigo (cuando empezó el proyecto en 1944) para pasar a ser exportador (en el año 1964).

enfermedades y plagas. En 1970, por ejemplo, el hongo causante del tizón de la hoja del maíz, *Helminthosporium maydis*, destruyó aproximadamente el 15 % del cultivo del maíz de los Estados Unidos –lo que representó una pérdida de aproximadamente 1.000 millones

dosa de las mejores líneas cruzadas, se pueden producir los híbridos de maíz más vigorosos y apropiados para el cultivo en una zona determinada. Debido a la uniformidad de las características de las plantas híbridas, éstas son fáciles de cosechar y dan lugar a producciones más altas que los individuos no híbridos. Menos del 1 % del maíz que se cultivaba en Estados Unidos en 1935 era híbrido, mientras que hoy en día lo es virtualmente en su totalidad. Actualmente se necesita mucho menos trabajo para conseguir mayores producciones por hectárea de lo que se requería antes.

El progreso en los centros internacionales de reproducción vegetal

Durante las pasadas décadas se han realizado multitud de esfuerzos para aumentar las producciones de trigo y otros cereales, particularmente en las regiones cálidas. Estos intentos que han traído consigo aumentos notables en las cosechas, se han llevado a cabo principalmente en los centros internacionales de mejora vegetal, situados en las áreas subtropicales. Estas variedades se han adquirido una gran importancia en algunos lugares y se perfilan como una sustancial promesa para el futuro (Figura 30-23). Los híbridos del triticale se producen doblando el número cromosómico de híbridos estériles de trigo y centeno (ver página 580), un hecho que se produjo por primera vez a mediados de los años 50 gracias a J.G. O'Mara, de la Universidad Estatal de Iowa. O'Mara utilizó el producto químico colchicina, que evita la formación de la placa ecuatorial y por tanto

30-23
El triticale (Triticosecale) es un híbrido poliploide actual procedente del trigo y el centeno. Combina la alta calidad de la producción del trigo con el vigor del centeno como cultivo.

El triticale

Los métodos tradicionales del reproductor vegetal pueden llevar en algunas ocasiones a resultados sorprendentes. Es el caso de los híbridos entre el trigo (*Triticum*) y el centeno (*Secale*), llamados genéricamente *triticale* (*Triticosecale* es el nombre científico), que han

30-24
El tizón de la hoja del maíz es una enfermedad causada por el hongo Helminthosporium maydis.

diales, que se encuentran en su mayor parte en los países en desarrollo. Algunos de los países en vías de desarrollo son conscientes de que el componente genético de sus vegetales es empleado libremente por los países desarrollados, incorporado en los cultivos en

sento una pérdida de aproximadamente 1.000 millones de dólares (Figura 30-24). Estas pérdidas aparentemente se relacionaron con la aparición de una nueva raza del hongo que era altamente perjudicial para las principales líneas de maíz que se utilizaron ampliamente en la producción de semillas híbridas. Los citoplasmas de muchas de las variedades comerciales más importantes de maíz eran idénticos, y fueron introducidos a través de los métodos utilizados para producir maíz híbrido cuando se utilizó repetidamente líneas parentales pistiladas idénticas.

Con objeto de evitar tales pérdidas, es necesario encontrar y conservar las distintas variedades de los cultivos más importantes, ya que –aunque sus características globales no sean atractivas económicamente– pueden contener los genes útiles para la lucha continua contra plagas y otras enfermedades (Figura 30-25). Desde el comienzo de la agricultura se han acumulado inmensas reservas de variabilidad genética en los cultivos, mediante los procesos de mutación, hibridación, selección artificial y adaptación a una amplia gama de condiciones ambientales. Para tales cultivos, como el trigo, las patatas y el maíz, existen miles de razas conocidas. Además, existe una variabilidad genética mayor entre los parientes silvestres de las plantas cultivadas, en ocasiones cerca de lugares donde se va perdiendo por efectos del avance de la civilización. El problema radica en encontrar, conservar y utilizar la variabilidad genética de las plantas cultivadas y sus parientes silvestres, cosa que se va perdiendo progresivamente.

Consideremos la patata como ejemplo del papel de la diversidad genética en la historia pasada y las perspectivas de una planta cultivada. Existen más de 60 especies de patata, muchas de ellas nunca cultivadas, y se conocen miles de variedades distintas (ver Figura 30-9). A pesar de ello, la mayor parte de las patatas cultivadas descienden de unas pocas variedades que se trajeron a Europa a finales del siglo XVI. Esta uniformidad genética llevó directamente a la epidemia de hambre en Irlanda en los años 1846 y 1847, en la cual la patata fue casi eliminada por completo debido a la podredumbre causada por el hongo *Phytophthora infestans* (ver Capítulo 14). En tres años, la población de Irlanda pasó de 8,5 a 6,5 millones de personas, donde una de cada diez murió de hambre o por enfermedades directamente relacionadas con el hambre, y una de cada cinco emigró del país. El posterior desarrollo de variedades de patata resistentes a la podredumbre restauró el cultivo de la misma en Irlanda y otros países. De cara al futuro, la posibilidad de desarrollar más aún la patata como cultivo, por medio del uso de variedades cultivadas y silvestres, es todavía muy grande.

Los productores de tomates han logrado algunos éxitos notables en lo referente a la capacidad de obtener material genético adicional procedente de plantas silvestres. La colección de variedades de tomates, la mayor parte llevada a cabo recientemente por Charles Rick y sus compañeros de la Universidad de Davis

(a)

(b)

30-25
(a) Banco de semillas del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) en Fort Collins (Colorado), donde se muestran las semillas clasificadas y preparadas para su almacenamiento a largo plazo. De este modo se han llegado a conservar unas 200.000 líneas germinales. (b) La granja de sinsientos de patata de Three Lakes (Wisconsin) es la reserva nacional de los Estados Unidos en lo que se refiere a variedades de patatas.

(California), ha llevado a un control efectivo de muchas enfermedades importantes, como las podredumbres causadas por los hongos imperfectos *Fusarium* y *Verticillium* así como varias enfermedades víricas. El valor nutritivo de los tomates se ha incrementado mucho, y también se ha aumentado la capacidad de tolerar suelos salinos o de condiciones básicas desfavorables, todo ello gracias a la recolección sistemática, el análisis y el uso de variedades silvestres en los distintos programas de reproducción.

¿A quién pertenece la diversidad genética de los cultivos?

Se ha creado un serio problema alrededor de la pertenencia de los recursos genéticos de los cultivos mundiales. Los distintos programas de producción y más tarde revendido para conseguir un beneficio. Por otro lado, existe la creencia generalizada de que el acceso a la diversidad genética tendría que ser un hecho relativamente gratuito. En una reunión de la Organización para la Alimentación y la Agricultura (FAO) de las Naciones Unidas que se realizó en Roma en 1983, se creó una comisión intergubernamental con objeto de controlar la conservación y el uso de los recursos derivados de la diversidad genética de los vegetales. En la misma reunión de la FAO se decidió que los países por sí mismos podrían preservar, del intercambio internacional gratuito, las variedades de cultivos consideradas valiosas con objeto de beneficiarse directamente de su uso y de la venta a otros países.

Nuevos cultivos

Además de las especies vegetales que se cultivan ampliamente hoy en día, existen numerosas plantas silvestres o cultivadas a nivel local que, llevadas a un cultivo extensivo, podrían proporcionar importantes contribuciones a la economía mundial. Por ejemplo, aún hoy, más del 80 % de nuestros alimentos proceden, como ya se ha mencionado antes, de seis tipos de angiospermas de las 235.000 especies que existen. Sólo se han cultivado para obtener alimento, en alguna ocasión, unas 3.000, y la mayoría de éstas no se usan en la actualidad, o se utilizan muy localmente. Tan sólo unas 150 especies vegetales se han cultivado extensamente.

Sin embargo, el resto de las plantas no incluidas en este número limitado, especialmente aquellas utilizadas anteriormente y que hoy se han abandonado completamente o se consideran de menor importancia, podrían sernos muy útiles. Algunas de ellas aún se cultivan en distintas partes del mundo (Figura 30-26). Aunque estamos acostumbrados a pensar primariamente en las plantas como fuentes importantes de alimento, tendemos a olvidar que también nos proporcionan aceites, fármacos, pesticidas, perfumes y muchos otros productos que son importantes para nuestra sociedad industrial moderna. Hemos tendido a creer que la producción de tales sustancias a partir de las plantas es un método arcaico que se ha sustituido totalmente por la síntesis química en los laboratorios comerciales. Sin embargo, para producirlas las plantas no requieren más energía que la solar: tiene lugar de manera natural. A medida que nuestras reservas energéticas no renovables se agotan y el precio de tales energías se incrementa, es cada vez más importante el encontrar modos de producir compuestos químicos complejos que resulten menos caros. Aún más, la gran mayoría de las plantas no han sido examinadas o probadas para determinar su utilidad.

Algunos ejemplos de cultivos que se han desarrollado recientemente servirán para demostrar el gran potencial que existe en la naturaleza. La jojoba, *Simmondsia chinensis*, a pesar de la toponimia de su nombre en latín, es un arbusto originario de los desiertos del noroeste de Méjico y la zona adyacente de los Estados Unidos (Figura 30-27). Las grandes semillas de la jojoba

30-26
La leguminosa Psophocarpus tetragonolobus *es un cultivo tradicional de Nueva Guinea, Filipinas, Indonesia, Tailandia, Birmania, Malasia y regiones vecinas, donde se consume primariamente como verdura. Introducida recientemente en muchas otras regiones tropicales, esta especie resulta muy prometedora, ya que el alto contenido proteico de sus semillas compite directamente con el de la soja. Todas las partes de la planta, incluidas las vainas, semillas, hojas y los tubérculos, son comestibles.*

30-27
La jojoba, Simmondsia chinensis, *es un cultivo notorio que se está extendiendo rápidamente por las regiones más áridas del mundo. Se emplea como fuente de cera líquida que posee características especiales como lubricante, aunque posee otras propiedades útiles.*

Egipto, Marruecos, Ecuador y Nigeria están actualmente experimentando con la jojoba para utilizarla con ese propósito.

Un segundo ejemplo de un posible cultivo nuevo e

ba contienen un 50 % de cera líquida, una sustancia que tiene una impresionante aplicación industrial. El uso de este tipo de cera es como lubricante indispensable en casos donde se desarrollan grandes presiones, como por ejemplo en los engranajes de maquinarias pesadas y en la transmisión de los automóviles. Resulta difícil producir de manera comercial cera líquida, y el esperma de ballena, una especie amenazada, es la única alternativa de origen natural. La cera de la jojoba se emplea asimismo en cosmética y como aditivo alimentario, y aún se están descubriendo nuevas aplicaciones de esta particular sustancia. La planta se desarrolla bien en desiertos calurosos que no son aptos para la explotación de muchos otros cultivos, y algunas de sus variedades son incluso muy tolerantes a la salinidad. En muchos lugares áridos del mundo se están desarrollando cultivos de jojoba, llevando consigo una importante contribución al desarrollo económico de dichas regiones, especialmente al proporcionar una ayuda para encontrar trabajo en su cultivo a los habitantes más pobres.

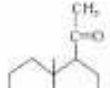
Puesto que crece en suelos arenosos en lugares donde la pluviometría es tan escasa como 7,5 cm por año, la jojoba es también capaz de ayudar a detener el avance de los desiertos. En algunas áreas las plantaciones de jojoba podrían ofrecer una valiosa contribución a la estabilización del suelo. Estas consideraciones son de una importancia fundamental si tenemos en cuenta que el Sahara, por ejemplo, se está extendiendo hacia el sur a una velocidad de 5 km por año, limitando así el potencial de producción de alimentos en áreas que hasta ahora no eran desérticas. Arabia Saudí, Kuwait,

30-28
El guayule, Parthenium argentatum, es un arbusto propio de los desiertos que produce caucho natural. Aunque el caucho era recolectado en un principio de las poblaciones naturales, hoy en día el guayule está siendo ampliamente cultivado.

(a)

(b)

30-29
El desarrollo de nuevos cultivos, o de nuevas variedades, que puedan soportar concentraciones salinas relativamente altas es de particular importancia en muchas regiones del mundo, especialmente aquellas que corresponden a lugares áridos o semiáridos. (a) Berenjenas (Solanum melongena) cultivadas en el valle de Arava (en Israel) utilizando la irrigación por goteo (el agua circula por unos tubos de plástico que poseen pequeños orificios) con una agua muy salina (1.800 partes por millón). Diez años atrás se creía que esta concentración de sales tan elevada era totalmente incompatible con la producción agrícola a gran escala. (b) En una estación experimental de la costa mediterránea de Israel se hace crecer con riego de agua de mar un arbusto forrajero especialmente nutritivo, Atriplex nummularia. Aunque las producciones son similares a las obtenidas con la alfalfa, las hojas y tallos de esta especie de Atriplex son muy salados y, por lo tanto, no tan valiosos como la primera. La investigación que llevan a cabo D. Pasternak y sus colaboradores de la Universidad Ben Gurión del Negev (Israel) espera superar los problemas de la irrigación con agua marina, y conseguir que algún día sean cultivables enormes áreas que en la actualidad son desiertos costeros.



Las semillas del amaranto es tan alto como el de los cereales y, además, contiene grandes cantidades del aminoácido lisina, de manera que puede completar nutricionalmente a los anteriores. (Muchos cereales son pobres en lisina, aminoácido esencial para los seres humanos.) Las hojas de algunas variedades de amaranto pueden consumirse como hortalizas. En vista de tales atributos, no es sorprendente que el cultivo del amaranto se esté extendiendo por todo el mundo.

Un campo importante de la investigación en nuevos cultivos concierne a los que son tolerantes a las sales minerales. La agricultura intensiva se practica cada vez más en zonas áridas y semiáridas, principalmente en respuesta a las demandas de la población en constante aumento. Estas prácticas han supuesto grandes requerimientos de agua en lugares donde los aportes son limitados y, por tanto, con el uso, la reutilización y la contaminación con fertilizantes de áreas vecinas, han convertido progresivamente en aguas con alto contenido salino. Además, existen muchas regiones en el mundo, especialmente cerca de las costas, donde los aportes de agua y el suelo son de naturaleza salina. Estos lugares, estériles cuando se utilizan técnicas agrícolas tradicionales, pueden cultivarse si se escogen las especies vegetales apropiadas (Figura 30-29).

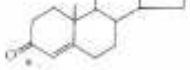
La búsqueda de plantas apropiadas para los ambientes salinos no sólo supone el desarrollo de nuevos cultivos, sino también conseguir plantas tolerantes a las sales a partir de los cultivos tradicionales no tolerantes. En el caso del tomate, por ejemplo, una especie silvestre muy resistente a la sal que crece en los acantilados de las costas de las islas Galápagos, *Lycopersicon cheesmanii*, se ha utilizado para producir híbridos tolerantes a la sal a partir del tomate comúnmente cultivado, *Lycopersicon esculentum*. La selección de los híbridos se llevó a cabo en un medio que tenía una salinidad equivalente a la mitad de la del agua de mar. Estos individuos seleccionados podrán completar con relativa facilidad su desarrollo en presencia de agua con tal salinidad. También se han desarrollado variedades de cebada tolerantes a la sal utilizando métodos similares.

Fármacos de origen vegetal

Además de otras aplicaciones, las plantas también son importantes fuentes de medicamentos. De hecho, alrededor de una cuarta parte de las prescripciones médicas extendidas en Estados Unidos contienen por lo menos un producto derivado de algún vegetal. Durante miles de años, la humanidad ha utilizado las plantas con fines medicinales. La Botánica, en realidad, era tradicionalmente considerada como una rama de la Medicina, y ha sido tan sólo en los últimos 150 años que se han formado botánicos profesionales al margen de los médicos. Hasta la actualidad, no ha habido ningún esfuerzo serio para identificar metabolitos secundarios vegetales previamente no utilizados, como los del tipo que comentamos en el Capítulo precedente, y encontrarles alguna aplicación.

Una de las razones por las cuales las plantas continuarán siendo una importante fuente de fármacos, a pesar de la facilidad con que algunos medicamentos pueden ser sintetizados en el laboratorio, es la fabricación gratuita que ellas representan, sin gasto alguno de energía. Además, la estructura de algunas moléculas —como los esteroides, que representan la estructura básica de la cortisona y las hormonas empleadas en los

genes fijadores de nitrógeno de algunas bacterias a las plantas. Esta transferencia en particular ha resultado ser mucho más difícil que la de otros genes relacionados con el crecimiento, pero el desarrollo de cultivos



PROGESTERONA

30-30
La progesterona es un esteroide precursor de las hormonas sexuales masculinas y femeninas del hombre. Estructuralmente, se relaciona con el colesterol, otro esteroide humano muy abundante, y el cortisol, que se vende como cortisona y se utiliza como antiinflamatorio. Los vegetales tienen otros esteroides, que son especialmente abundantes en los ñames (Dioscorea spp.), de los cuales se obtienen los precursores de los ingredientes activos de los anticonceptivos humanos. Los esteroides son, fisiológicamente, sustancias muy activas en los animales vertebrados.

anticonceptivos– es tan compleja que, aunque pueden ser sintetizadas en el laboratorio, su fabricación resulta muy cara (Figura 30-30). Por esta razón, las píldoras anticonceptivas y la cortisona se prepararon hace ya tiempo a partir de extractos de raíces de ñames silvestres (*Dioscorea*), muy abundantes en Méjico. Cuando estos recursos estuvieron virtualmente agotados, se desarrollaron nuevos cultivos con el mismo objeto, como es el caso de *Solanum aviculare*, una especie vegetal de la misma familia que la dulcámara y la patata.

Además de las consideraciones sobre el coste, la sorprendente variedad de sustancias que producen las plantas es muy importante: ésta supone una fuente de nuevos productos que parece inagotable (Figura 30-31). Uno de los métodos según el cual los científicos han aprendido sobre el potencial farmacológico de nuevas plantas ha sido estudiar el uso medicinal tradicional llevado a cabo en los ambientes rurales (Figura 30-32). De esta manera se "descubrieron", por ejemplo, las propiedades anticonceptivas de los ñames mejicanos.

Al mismo tiempo que extendemos nuestra búsqueda de plantas beneficiosas, resulta adecuado recordar la rápida desaparición de algunas especies vegetales, relacionada con (1) el rápido aumento de la población humana; (2) la pobreza de muchos individuos, especialmente en los trópicos, donde se encuentran aproximadamente los dos tercios de las especies vegetales del mundo; y (3) nuestro incompleto conocimiento sobre el desarrollo de los sistemas agrícolas productivos en las zonas tropicales. Con la completa destrucción de los bosques tropicales nunca antes perturbados, lo que parece que ocurrirá en unos cien años, muchas especies de plantas, animales y microorganismos se extinguirán.

30-31
Catharanthus roseus es una planta que proporciona vinblastina y vincristina. Estos fármacos, que se desarrollaron en los años setenta, son muy efectivos contra ciertos tipos de tumores. La vinblastina se utiliza típicamente en la enfermedad de Hodgkin, un tipo de linfoma, mientras que la vincristina se emplea en algunos casos agudos de leucemia. Antes del uso de la vinblastina, una persona con la enfermedad de Hodgkin tenía una posibilidad sobre cinco de supervivencia; en la actualidad, y con el uso de este producto, la probabilidad ha aumentado a nueve de cada diez. Esta especie de Catharanthus está ampliamente distribuida por las regiones templadas del mundo, aunque es originaria de Madagascar, una isla donde sólo una pequeña proporción de la vegetación natural permanece de forma no perturbada.

Debido a que el conocimiento que tenemos de las plantas, especialmente aquellas de los trópicos, es muy rudimentario, nos enfrentamos con el hecho de perder a muchas de ellas antes de que hayamos podido conocerlas y, además, de tener la oportunidad de examinarlas para poder extraer alguna aplicación útil. Por esta razón, el examen de plantas silvestres para el uso potencial humano debe ser acelerado, y las especies más prometedoras deben ser conservadas en bancos de semillas, en cultivo o, preferiblemente, en reservas naturales.

Ingeniería genética

Uno de los principales métodos según el cual se mejorarán los cultivos en el futuro consiste en la ingeniería genética. En los últimos años, los biólogos moleculares han aprendido a transferir genes extraños al interior de células vegetales. Tal como vimos en el Capítulo 28, la hibridación natural, que ocasiona la recombinación del material genético vegetal, desempeña un importante papel en la continuación del proceso evolutivo. De manera similar, el criador de plantas ha utilizado las

30-32
Mark Plotkin, un científico del Fondo Mundial para la Vida Silvestre (WWF-US) recoge especímenes de herbario de plantas medicinales con la asesoría de un curandero de la tribu Wayana (del sureste de Surinam). El estudio de los usos medicinales de las plantas de los bosques tropicales ha llevado al descubrimiento de importantes productos farmacéuticos, como el cloruro de D-tubocurarina (utilizado como relajante muscular en la cirugía a corazón abierto) y la ipecacuana (empleada en el tratamiento de la disentería amébica). Sin embargo, las oportunidades para obtener tales conocimientos se están reduciendo rápidamente a medida que desaparecen las culturas tribales y grupos enteros de gentes pierden sus modos de vida tradicionales. Valiosos conocimientos que han sido acumulados a través de miles de años por el método de tanteo, o de ensayo y error, se están perdiendo en un período de tiempo muy corto. La mayor parte de esta información se transmite oralmente y no existen referencias escritas.

técnicas de hibridación para recombinar el material genético con objeto de desarrollar plantas de caracteres mejorados. Lo que es innovador en la ingeniería genética es introducir genes individuales en un organismo de manera precisa y simple. Los caracteres de interés son entonces seleccionados directamente, sin precisar el retrocruzamiento y la selección de la descendencia originada, como ocurría anteriormente.

Otra propiedad importante de la ingeniería genética es que las especies implicadas en la transferencia génica no tienen necesariamente que hibridar una con otra. En la reproducción normal ocurría lo contrario; dicho de otro modo, los genes de una especie no podían ser combinados con los genes de otra. La ingeniería genética, por lo tanto, aumenta muchísimo las posibilidades del criador de plantas para mejorar las propiedades beneficiosas de las plantas o para crear nuevas. Por ejemplo, se están haciendo intentos para introducir los

con la capacidad de fijar nitrógeno, además de las leguminosas, sería uno de los mayores logros de la investigación agrícola. Con respecto a esto, debe notarse que los cereales, a pesar de no fijar nitrógeno, son mucho más productivos que las leguminosas; la fijación de nitrógeno tiene un coste energético definido y éste debe ser evaluado cuidadosamente en caso de que sea posible la introducción de genes fijadores de nitrógeno en plantas que no disponen de ellos naturalmente. Se tendría entonces que decidir claramente que tipo de productividad es la más deseable.

La ingeniería genética se basa en la habilidad para cortar moléculas de DNA en segmentos específicos y recombinarlos para producir nuevas combinaciones. El procedimiento depende de la existencia de los llamados *enzimas de restricción*, enzimas que rompen la molécula de DNA por lugares con una secuencia nucleotídica específica (Figura 30-33). Estas secuencias son normalmente de cuatro a seis nucleótidos de longitud y siempre son simétricas. Como consecuencia de ello, los extremos de las cadenas de DNA tienen fragmentos complementarios y, por tanto, pueden unirse unos con otros. Cualquiera de los fragmentos producidos por un mismo enzima de restricción puede unirse a otros utilizando un enzima llamado *ligasa*. Esta propiedad hace posible que virtualmente existan infinitas recombinaciones del material genético, ya que la fuente original del DNA no influye en cuanto a si los segmentos se unirán o no. Por ejemplo, si se desease, los fragmentos de DNA procedentes de una secuoya gigante podrían ser recombinados con otros procedentes de una bacteria del tracto intestinal humano y el resultado obtenido podría ser introducido en los cromosomas de un tercer organismo no necesariamente relacionado con los anteriores. A pesar de ello, no siempre se asegura la expresión de los genes manipulados. Además, la mejora de una característica de una planta puede suponer el empeoramiento de otras; por ejemplo, un determinado proceso, como puede ser la fijación de nitrógeno, puede necesitar mucha energía y ello puede limitar otros procesos importantes, como la producción de azúcar.

Desde 1973, la técnica de insertar fragmentos de DNA extraño en células bacterianas utilizando un virus o un plásmido como elemento introductor se ha convertido en una rutina. Si en bacterias se insertan distintos genes, sean humanos o no, por ejemplo, que codifican una proteína deseada, se puede obtener relativamente a bajo precio y en grandes cantidades (como es el caso de la insulina y muchas sustancias de gran importancia comercial). Los intrones, que son característicos de las células eucarióticas, necesitan ser eliminados mediante técnicas de biología molecular para que el funcionamiento de los genes eucarióticos sea el adecuado en las bacterias, pero esto se puede realizar fácilmente en el laboratorio.

El insertar genes extraños en plantas ha sido más difícil, ya que no presentan demasiados plásmidos asociados a virus que puedan actuar como agentes introductores de los bloques de material genético. Un méto-

INGENIERÍA GENÉTICA VEGETAL

vidad. Las plantas que se producen siguiendo estos métodos requieren menor cantidad de pesticidas, fungicidas y fertilizantes. Sería posible hacer crecer algunas de ellas de manera productiva en terrenos muy

30-33
Este diagrama muestra la aplicación de la ingeniería genética en vegetales. En el ejemplo que se ilustra, se producen plantas resistentes a un antibiótico con la participación de plásmidos de la bacteria Escherichia coli. Aunque las plantas resistentes a antibióticos no son atractivas económicamente, este ejemplo de ingeniería genética podría emplearse para producir plantas resistentes a la falta de agua, a suelos salinos o incluso a insectos.

30-34
Tumor o agalla de corona en el tronco de Begonia semperflorens. Esta enfermedad está causada por una forma inusual de parasitismo de las células vegetales por el plásmido Ti, introducido en la planta mediante la bacteria Agrobacterium tumefaciens. Aún cuando las bacterias son eliminadas de los tejidos vegetales, continúan las divisiones celulares descontroladas que llevan a la formación del tumor.

do según el cual pueden realizarse estas transferencias se basa en el uso del plásmido bacteriano *Ti*, asociado a la bacteria productora de la agalla de corona *Agrobacterium tumefaciens*. Cuando esta bacteria infecta a las plantas, el plásmido *Ti* causa el desarrollo de partes engrosadas denominadas tumores en agalla de corona (Figura 30-34). Cada plásmido *Ti* consta de una molécula de DNA circular y cerrada de unos 100 genes. Cuando los plásmidos se incorporan al DNA de la planta, en primer lugar estimulan al vegetal a producir grandes cantidades de lo que aparentan ser hormonas vegetales normales, pero que están relacionadas con la formación del tumor. Otros genes del plásmido luego inducen a la síntesis de unas sustancias derivadas de aminoácidos que reciben el nombre de opinas. Las opinas son utilizadas por la bacteria que introdujo los plásmidos en primera instancia como fuente de alimento.

Si incorporamos a un plásmido *Ti* determinados genes, asociados con propiedades que deseamos introducir en una planta dada, podemos incorporarlos a la planta mediante la infección con la bacteria productora

30-35
Esta petunia (Petunia hybrida) contiene el gen de la gonadotropina coriónica humana, que produce en pequeñas cantidades. El gen fue introducido por los científicos de Monsanto, utilizando métodos similares a los expuestos en la Figura 30-33. El gen se ligó a otro gen que controla la resistencia al antibiótico kanamicina, de tal modo que las plantas que habían adquirido el material genético podrían ser identificadas fácilmente en cultivo; tan sólo aquellas células que contuvieran ambos genes podrían sobrevivir en un medio con kanamicina. Las petunias se utilizan muy a menudo en este tipo de experimentos debido a la facilidad con que puede regenerarse el vegetal completo a partir de células individuales.

de agallas de corona. Utilizando este método, se han incorporado en plantas diversos genes de levaduras, se han transferido genes de resistencia a antibióticos de petunias a la planta del tabaco y también diversos genes de las judías se han introducido en plantas de girasol (Figura 30-35). Todavía no está claro si *Agrobacterium tumefaciens* es útil para infectar monocotiledóneas; se presentó un indicio en 1984 según el cual esto se podría realizar sin originar los tumores característicos. Debido a que muchos de nuestros cultivos más importantes son plantas monocotiledóneas –cereales, bananeros, caña de azúcar, cocos y palmeras– la cuestión es de gran importancia económica. Es necesario encontrar otros métodos para transferir material genético entre vegetales, posiblemente por medio del uso de otros plásmidos y virus, y de hecho esto constituye en la actualidad uno de los objetivos más importantes de numerosos laboratorios de investigación.

Normalmente se intenta incorporar genes a plantas con objeto de mejorar su resistencia a enfermedades, al frío, a plagas y también para incrementar su producti-

de obstáculo para tales intentos radica en el conocimiento incompleto de la base genética, a menudo muy compleja, de las propiedades de las plantas que pretendemos mejorar mediante la ingeniería genética, como es el caso de la tolerancia a la aridez y a la salinidad. Se estima que como media una planta contiene unos 20.000 genes distintos, cada uno de los cuales puede estar presente en unos 5 millones de copias en una única célula: determinar qué genes están implicados en la productividad agrícola y en qué combinaciones es una tarea exorbitante.

Además de los problemas citados, algunos genes, como los responsables de la fijación del nitrógeno en bacterias, no parecen funcionar correctamente cuando se introducen en un ambiente genético extraño. Diversos experimentos que se llevan a cabo en muchos laboratorios están empezando a dar solución a estos problemas, al mismo tiempo que se alcanza un conocimiento más profundo de cómo funcionan los genes llevados a ambientes nuevos. Cuanto más conozcamos acerca de la regulación y expresión genética en vegetales, y cuanto más aumente el conocimiento de la bioquímica y la fisiología asociadas, tanto más estaremos en condiciones de utilizar las extraordinarias técnicas de la ingeniería genética para mejorar los cultivos.

El desarrollo de nuevas variedades de cultivos mediante la ingeniería genética también implica algunos problemas legales. Existen multitud de empresas, ya establecidas o de nueva formación que trabajan en el mundo de la biología vegetal, que se sienten muy estimuladas por la posibilidad de mejorar la producción de los cultivos mediante la ingeniería genética. Desde un punto de vista económico, la producción de variedades vegetales mediante la ingeniería genética resulta cara, y no está claro si las compañías productoras de tales variedades serán capaces de patentarlas y con ello conseguir beneficios. También es preocupante el hecho de una posible alteración del medio ambiente a causa de la introducción de plantas genéticamente alteradas. A pesar de tales obstáculos, la ingeniería genética jugará un papel muy importante en la mejora de los cultivos en un futuro próximo. Se espera que a principios de los años 90 se cultivarán ampliamente diversas variedades de maíz, tomate y trigo, entre otros cultivos, producidas mediante ingeniería genética.

Un ejemplo concreto de las posibilidades de la ingeniería genética es el que hace referencia a la resistencia al herbicida atrazina, que se emplea normalmente para erradicar las malas hierbas de los campos de maíz y otros muchos cultivos. Charles Arntzen, en aquel entonces de la Universidad Estatal de Michigan, demostró que la atrazina basa su efectividad en la capacidad de bloqueo del transporte electrónico de los cloroplastos. El maíz, en cuyos campos se utiliza mucho la atrazina como herbicida, es resistente al producto ya que posee un enzima que actúa como destoxificante.

producción se ve disminuida por residuos de atrazina que hayan quedado en el campo. Sería muy interesante poder transferir los genes de resistencia a la atrazina del maíz a la soja, ya que de esta manera podría emplearse el herbicida anualmente. Los científicos es-

LA CONSERVACIÓN DE LAS PLANTAS

Existen en la actualidad unas 235.000 especies de plantas superiores. Aproximadamente la tercera parte de ellas son propias de las regiones templadas y el resto, de los

30-36
Plantas de Chenopodium album *resistentes al herbicida atrazina, en un campo de maíz después de ser tratado con 10 kg de atrazina por hectárea. El maíz es resistente a la atrazina pero no a otros muchos herbicidas. Con la creación de cultivos resistentes a herbicidas específicos, los científicos desarrollan sistemas agrícolas que prometen proporcionar grandes cosechas a costa de una mínima utilización de herbicidas. Sin embargo, la adquisición de resistencia a herbicidas por parte de las malas hierbas es un aspecto preocupante de tales estudios.*

En 1970, sin embargo, los agricultores notaron que muchas especies de malas hierbas también se habían vuelto resistentes a la atrazina; esta resistencia se ha desarrollado hasta la actualidad en más de 25 especies de malas hierbas (Figura 30-36). La resistencia en tales hierbas aparece con una mutación espontánea en uno de los genes del cloroplasto. Como consecuencia de tal descubrimiento, los científicos de la Universidad de Guelph, en Ontario, Canadá, han sido capaces de producir una planta de colza (*Brassica rapus*) resistente al herbicida mediante la introducción de cloroplastos resistentes a la atrazina procedentes de *Brassica campestris*, una planta silvestre emparentada con la primera. Debido a que, de esta manera, la atrazina puede emplearse como herbicida en los cultivos de colza resistentes, esto supone un gran avance; la nueva variedad se cultivó en más de 400.000 hectáreas en Estados Unidos, en el año 1985. Por supuesto, si con el tiempo muchas de las malas hierbas se vuelven resistentes a la atrazina, se hará necesaria una selección para conseguir cultivos que puedan ser tratados efectivamente con mezclas específicas de herbicidas.

Los plásmidos *Ti* no pueden utilizarse para transferir genes de cloroplastos y hasta ahora los cloroplastos se pueden transferir con facilidad únicamente mediante la hibridación de plantas emparentadas. La soja no es resistente a la atrazina y a menudo se planta alternando con el maíz en los mismos campos; sin embargo su

buscando mutantes espontáneos resistentes a la atrazina dentro de las distintas descendencias de soja, y también analizan los métodos para conseguir aumentos en la tasa de mutación. Si se consigue crear plantas de soja que sean resistentes a la atrazina los agricultores, sin embargo, deberán alternar la atrazina con otros herbicidas, con el fin de reducir la oportunidad de que se originen nuevas variedades resistentes de malas hierbas.

El futuro: Una aproximación integrada

El problema de cómo aliviar la carga del hambre y de la pobreza extrema que sufren más de una cuarta parte de la población mundial es aún muy serio. La Revolución Verde debe continuar, pero al mismo tiempo debemos reconocer que las soluciones más amplias al problema son de carácter social, político y ético. Estas soluciones implican no sólo el aumento de la producción de alimento y su distribución, sino también la creación de trabajos que permitan a las gentes pobres los medios para poder comprar su alimento. Del mismo modo, no sólo se debe pensar en limitar el crecimiento de la población, sino también en elevar la calidad de vida de los pobres a niveles tolerables. No importa lo notables que puedan parecer los avances en la agricultura, nunca serán adecuados para eliminar el hambre en un planeta en el que la población crece rápidamente. En aquellos países con elevados índices de pobreza se debería implantar algún sistema de organización que facilitara la implantación de nuevas técnicas agrícolas. Tiene que haber recursos disponibles para todos los habitantes, como es el caso de fertilizantes, pesticidas, equipamientos, créditos y agua; el agricultor debe tener la posibilidad de vender sus productos y de llevarlos al mercado para lograrlo. La ingeniería genética, junto con un conocimiento más profundo de la fisiología vegetal, producirán cultivos mejorados; ¿pero tendrán acceso a ellos los mil millones de agricultores del tercer mundo?

Las plantas deben también mejorarse como fuentes de nuevos productos no alimentarios, como es el caso de fármacos, otros productos químicos y energía. Nuestras plantas cultivadas más importantes se empezaron a explotar hace ya algunos miles de años; y muchas otras podrían sernos de gran ayuda si fuéramos capaces de identificarlas, conocer sus requerimientos bajo cultivo y conseguir rendimientos productivos. Sin embargo, muchos observadores creen que, debido a que la vegetación se está destruyendo rápidamente, del 15 al 20 % del total de las especies vegetales del mundo puede extinguirse durante los próximos cincuenta años. Tal pérdida (aproximadamente unas 40.000 especies) limitaría trágica e innecesariamente nuestros recursos, y ello se debe reducir en el mayor grado posible. Ciertamente, las perspectivas de una pérdida de tal magnitud hacen que sean especialmente urgentes la búsqueda y conservación de nuevas plantas útiles.

Cada vez es más necesario un conocimiento más profundo de la biología vegetal para solucionar algunos de los problemas cruciales de la sociedad. El primer paso debe ser la estabilización de la población humana,

incluían el maíz, las judías o frijoles, los judiones, el tomate, el tabaco, el chile, la patata, la batata, la calabaza, el aguacate, el cacao y las variedades de algodón más tarde extensamente cultivadas.

La población humana ha crecido de unos 8 millones

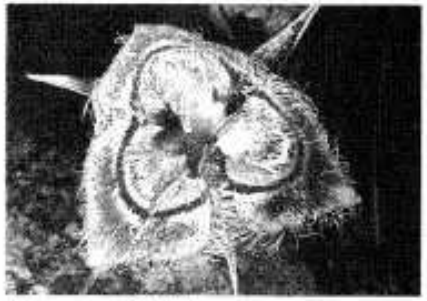
tropicales. Alrededor de 40.000 especies vegetales de las zonas tropicales se encuentran en peligro de extinción en el transcurso de las próximas décadas debido a que la población de estos lugares continúa doblándose cada 25 o 30 años y los bosques son talados para conseguir el uso agrícola de las tierras. Se ha eliminado ya aproximadamente la mitad de los bosques tropicales, y la mitad restante está decreciendo rápidamente.

Se conoce muy poco de las plantas tropicales, muchas de las cuales ni tan sólo tienen el nombre científico. Las muestras de estas plantas que se conservan en herbarios podría ser muy bien lo único de ellas que pase a nuestros descendientes en el siglo XXI. Las propiedades beneficiosas que poseen estas plantas pueden determinarse mucho mejor ahora, cuando todavía existen muchas de ellas, que en cualquier momento futuro.

En las regiones templadas cerca del 5 % de las plantas están en peligro de extinción. La destrucción de los hábitats es sólo una de las causas. Otros factores que hacen peligrar a las especies vegetales son: el abuso del pastoreo debido a la práctica de la ganadería, el uso de fertilizantes y herbicidas que se desplazan hacia comunidades vegetales silvestres, la introducción de plantas extrañas sin ningún tipo de control natural y la destrucción de los animales polinizadores.

De aproximadamente las 20.000 especies de plantas de los Estados Unidos, según un estudio presentado en 1978 por la Smithsonian Institution, al menos un 10 % se encuentra en una situación preocupante. Se cree que en los últimos 200 años se han extinguido unas 90 especies; unas 850 se encuentran en peligro (en peligro de desaparecer en toda o en parte de su área de distribución) y más de 1.200 están amenazadas (aquellas que probablemente pasarán a estar en peligro de extinción en un futuro próximo).

Tan sólo unos pocos individuos de Clermontia peleuana, *de flores de color vinoso muy espectaculares, sobreviven en la isla de Hawaii. Son polinizadas por pájaros con picos curvos que siguen la curvatura de las flores. Aproximadamente la mitad de las 950 especies de plantas endémicas de las islas Hawaii están prácticamente extinguidas, en peligro de extinción o amenazadas. Como ocurre en todas las islas en todo el mundo el futuro de las especies vegetales de tales sitios es muy incierto; estas plantas han evolucionado de modo insular y poseen pocas defensas naturales para enfrentarse a plantas o animales foráneos.*



El lirio mariposa (Calochortus tiburonensis) *tiene restringida su distribución a una única colina de la península de Tiburón (al norte de la bahía de San Francisco, en los Estados Unidos). Descubierto en 1970, esta planta ofrece un ejemplo excelente de la extrema restricción de algunas especies vegetales propias de climas con sequía estival o mediterráneos.*

Franklinia alatamaha *es un bello árbol de pequeñas dimensiones que fue extinguido de la naturaleza en 1806. Perteneciente a la familia de las camelias (Theaceae), fue descubierto en 1765 cerca del río Altamaha (en Georgia, Estados Unidos). Su nombre hace honor a Benjamín Franklin. Afortunadamente este árbol está muy extendido como ornamental y debido a ello no se encuentra en peligro de extinción inminente.*

Un examen del tema realizado por una distinguida comisión, indicando diversas e importantes tendencias para el futuro.

BOARD ON SCIENCE AND TECHNOLOGY FOR INTERNATIONAL DEVELOPMENT, NATIONAL RESEARCH COUNCIL: *Underexploited Tropi-*

OLDFIELD, MARGERY L.: *The Values of Conserving Genetic Resources*, U.S. Department of the Interior, National Park Service, Washington, D.C., 1984.

Una destacada discusión sobre el valor de la diversidad genética

para más tarde centrar nuestra atención en intentar superar la pobreza y la desnutrición, y encontrar el modo de proporcionar alimentos a los habitantes de todos los países. Todos los conocimientos que se tienen sobre el crecimiento y desarrollo vegetal deben llevarse a la práctica para mejorar la agricultura en todo el mundo, para hacer posible que en nuestro planeta se pueda mantener con relativa dignidad y prosperidad un número de habitantes que con anterioridad no se había dado. Hacer tal cosa supone llevar al límite la imaginación y creación humanas; pero la tarea es de tal importancia que debemos poner todo nuestro empeño para que se consiga.

RESUMEN

Los primeros seres humanos evolucionaron en África. Han existido allí hace unos 5 millones de años, fecha en que se tiene un primer registro del género *Australopithecus*. Nuestro género, *Homo*, aparentemente evolucionó a partir de *Australopithecus* hace unos dos millones de años, y nuestra especie, *Homo sapiens*, ha existido durante los últimos 500.000 años.

Hace unos 11.000 años, en la Media Luna fértil –una región que se extiende desde los actuales países de Líbano y Siria a Irak e Irán– los seres humanos empezaron a cultivar cebada, trigo, lentejas y guisantes. Como consecuencia del cultivo y su cuidado, los primeros agricultores cambiaron las características de dichas plantas cultivadas, haciéndolas más nutritivas, más fáciles de recolectar y en resumen, diferenciándolas de sus antepasados silvestres. La agricultura se extendió desde esa región antes mencionada hacia Europa, alcanzando las islas Británicas hace unos 6.000 años. Parece que también hubo una dispersión en dirección sur por todo el continente africano, aunque es posible que la agricultura se desarrollara allí independientemente en uno o más puntos. En África se llegaron a domesticar muchos cultivos, como es el caso del ñame, la algalia, el café y el algodón, este último también cultivado independientemente en el Nuevo Mundo y quizá en Asia. En este último continente, la agricultura se basó en el arroz y la soja, y en la región meridional del continente, en los cítricos, el mango, el taro, el plátano y otros cultivos.

La domesticación de algunos animales, en primer lugar el perro, fue un logro importante de la agricultura del Viejo Mundo desde los primeros tiempos. Los rebaños de ovejas, cabras, vacas, caballos y cerdos resultaron destructivos, desde el punto de vista ecológico, al incrementar en gran medida su número en las regiones semiáridas del Viejo Mundo; pero por otra parte representaron importantes recursos alimenticios. Con el desarrollo de la agricultura se domesticaron otros animales, como los búfalos acuáticos, los camellos, las gallinas y los elefantes. Cuando se introdujo la ganadería en Latinoamérica a partir de los viajes de Colón, los rebaños resultaron ser también muy destructivos en los distintos hábitats, incluido el bosque tropical.

La agricultura se desarrolló de forma independiente en el Nuevo Mundo. Empezó hace unos 9.000 años en Méjico y Perú. Los perros se introdujeron en el Nuevo Mundo gracias a los inmigrantes de Asia, pero, aparentemente, ningún otro animal doméstico o planta cultivada fueron introducidos de este modo. Colón y todos los que le siguieron encontraron en el Nuevo Continente una virtual cornucopia de nuevos cultivos para llevar consigo al Viejo Continente. Entre ellos se

La población humana ha crecido de unos 5 millones de personas, en los inicios de la agricultura, a unos 5.000 millones, a mediados de los años ochenta. La población humana está creciendo rápidamente; el 90 % del incremento se localiza en las regiones tropicales, donde el 40 % de la población se compone de la gente pobre de las áreas rurales. Como consecuencia de este crecimiento y de la extensión de la pobreza, además de lo relativamente poco que se ha hecho por desarrollar las prácticas agrícolas adecuadas en las regiones tropicales, estos lugares están sufriendo una devastación ecológica.

La producción mundial de alimentos puede mejorarse utilizando los métodos tradicionales de reproducción y selección vegetal, el cultivo de nuevas especies y la ingeniería genética. Entre los cultivos más prometedores recientemente descubiertos figuran *Psophocarpus tetragonolobus* (originalmente empleada en Nueva Guinea como cultivo tradicional y también en las islas de Asia tropical, pero no cultivada en aquella región) y los amarantos. También son prometedores los usos industriales de cultivos como la jojoba, que constituye una valiosa fuente de cera líquida para ser empleada como lubricante, y el guayule, utilizado como productor de caucho. Muchos productos farmacéuticos se obtienen de las plantas, y sin duda alguna, todavía quedan por descubrir muchos más. Sin embargo, la destrucción del medio ambiente en los trópicos está poniendo en peligro la posible utilización de plantas beneficiosas antes de que éstas sean conocidas y explotadas.

La ingeniería genética se vale de enzimas de restricción para romper las cadenas de DNA de un organismo determinado en fragmentos que pueden ser incorporados posteriormente (con ayuda de plásmidos, es decir, moléculas circulares de DNA) al genoma de otro organismo. El plásmido *Ti*, asociado a la bacteria causante de los tumores en agalla de corona, es el único medio con que se cuenta en la actualidad para la transferencia genética en las plantas. Se cree que esta bacteria ataca sólo a las dicotiledóneas, aunque estudios recientes indican la posibilidad de infección de plantas monocotiledóneas, pero sin llegar a formar los tumores o agallas característicos. Se están buscando diferentes vías para conseguir la transferencia de material genético a las monocotiledóneas, entre las que figuran la mayoría de nuestros cultivos más importantes.

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

BALANDRIN, MARCEL E., et al.: "Natural Plant Chemicals Sources of Industrial and Medicinal Materials," *Science* 228:1154-1160, 1984.

Una revisión excelente acerca de la diversidad de los productos naturales derivados de los vegetales y su posible aplicación en el desarrollo industrial.

BATIE, S. S., and R. H. HEALY: "The Future of American Agriculture," *Scientific American*, February 1983, 45-52.

Investiga las causas que limitan la producción agrícola en Norteamérica y la capacidad para satisfacer las necesidades extranjeras.

BOARD OF AGRICULTURE, NATIONAL RESEARCH COUNCIL: *Genetic Engineering of Plants: Agricultural Research Opportunities and Policy Concerns*, National Academy Press, Washington, D.C. 1984.*

cal Plants with Promising Economic Value, National Academy Press, Washington, D.C., 1975.*

Una revisión interesante de algunos tipos de plantas beneficiosas que pueden llegar a convertirse en cultivos importantes.

GRIERSON, DONALD, and SIMON COVEY: *Plant Molecular Biology*, Blackie/Chapman and Hall, London, 1985.

Un tratamiento excelente del estado actual del conocimiento de esta disciplina de rápida expansión en la primera mitad de los años ochenta.

HAWKES, JOHN G.: *The Diversity of Crop Plants*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1983.

Es este interesante y corto libro, el profesor Hawkes, un destacado estudioso de las plantas cultivadas, explica en términos generales la evolución de los cultivos y el modo según el cual puede mantenerse su diversidad.

HEISER, CHARLES B., JR.: *The Sunflower*, University of Oklahoma Press, Norman, Okla., 1976.

Un atractivo libro que versa sobre el importante cultivo del girasol, domesticado dentro de los actuales límites de los Estados Unidos.

HEISER, CHARLES B., JR.: *Seed to Civilization*, 2nd ed., W. H. Freeman & Co., New York, 1981.

Un excelente texto que trata con profundidad los orígenes de la agricultura y las plantas cultivadas más importantes.

HUXLEY, ANTHONY: *Green Inheritance*, Anchor Press (Doubleday), New York, 1985.

Este libro describe nuestra herencia en lo referente a paisajes y plantas silvestres y cultivadas, junto con las posibles aplicaciones que pueda desarrollar el hombre; magníficamente ilustrado.

MYERS, NORMAN: *A Wealth of Wild Species: Storehouse for Human Welfare*, Westview Press, Boulder, Colo., 1983.

Un detallado tratamiento de las maneras en que plantas, animales y microorganismos han sido, y siguen siendo, útiles al hombre.

PHILLIPS, RONALD E., et al.: "No-Tillage Agriculture," *Science* 208:1108-1113, 1980.

Este artículo describe las ventajas de un tipo de cultivo (sin arada previa) que se está extendiendo rápidamente en las regiones templadas.

RINDOS, DAVID: *The Origins of Agriculture: An Evolutionary Perspective*, Academic Press, Inc., New York, 1984.

Un ensayo magnífico y profundo acerca de los primeros estadios del desarrollo de la agricultura.

ROSENGARTEN, F., JR.: *The Book of Edible Nuts*, Walker and Company, New York, 1984.

La historia natural sobre el cultivo y el uso de las nueces comestibles. Un libro de lectura placentera.

SCHERY, ROBERT W.: *Plants for Man*, 2nd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1972.

Un trabajo equilibrado y comprensible sobre los tipos de utilización de las plantas.

Science As a Way of Knowing-Human Ecology, American Society of Zoologists, Thousand Oaks, Calif., 1984.*

Una serie de artículos notables sobre la población, la alimentación, la salud, y otros aspectos importantes de la ecología humana.

WETTSTEIN, DIETER VON: "Genetic Engineering in the Adaptation of Plants to Evolving Human Needs," *Experientia* 39:687-713, 1983.

Una visión útil acerca de la ingeniería genética, presenta un punto de vista juicioso sobre las futuras contribuciones de esta disciplina a la mejora vegetal.

*Disponible en encuadernación rústica.

C A P Í T U L O 31

31-1
Bosque de secuoyas (Sequoia sempervirens) *en la costa del norte de California.*

nes. Otro ejemplo es el tipo de relación que se establece entre las leguminosas y las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en los nódulos de sus raíces (ver Capítulo 26, páginas 530-534). Así mismo, algunas de las relaciones ligadas a la polinización que se establecen tran ampliamente distribuidos por las regiones tropicales y subtropicales del mundo. La interacción que tiene lugar entre ciertas especies de *Acacia* de las tierras bajas de México y Centroamérica con las hormigas que habitan en sus espinas es un ejemplo remarcable de la

Dinámica de las comunidades y los ecosistemas

La Ecología es el estudio de las interacciones de los organismos entre sí y con su ambiente. Como ciencia, intenta explicar por qué determinadas plantas y animales se encuentran viviendo en ciertas áreas y no en otras; por qué hay tantos organismos de un determinado tipo y tan pocos de otros; qué cambios cabe esperar que produzcan las interacciones entre ellos en una área determinada; y cómo funcionan los ecosistemas, con particular referencia a la producción y al uso de compuestos orgánicos y al ciclo de los elementos.

Para las discusiones posteriores sería útil introducir unas pocas definiciones. Una *comunidad* está formada por todas las plantas, animales y otros organismos que viven en una determinada área. Un *ecosistema* incluye no sólo el conjunto de seres vivos (factores bióticos), sino también los elementos no vivos (físicos) del ambiente, con los cuales interaccionan. Los *biomas* son amplios complejos terrestres de comunidades de organismos vivos, caracterizados por un clima y vegetación propios, como los desiertos o las praderas. Los principales biomas se describen en el Capítulo 32.

INTERACCIONES ENTRE ORGANISMOS

Ningún organismo que viva en una comunidad, ya sea un fragmento de matorral, un prado, un estanque o un arrecife de coral, existe de forma aislada. Cada organismo interviene en toda una serie de interacciones, tanto con otros organismos como con los factores del ambiente abiótico. En este Capítulo, se discuten las tres interacciones principales entre organismos: mutualismo, competencia e interacciones entre plantas y herbívoros.

Mutualismo

El *mutualismo* es una interacción biológica en la cual se ve favorecido el crecimiento y la supervivencia de las dos especies que interactúan. Es por tanto una de las formas de la simbiosis. En la naturaleza, ninguna de las especies puede sobrevivir sin la otra. En el Capítulo 13 ya se consideró el ejemplo sobresaliente de los líque-

existente entre *Pseudomyrmex* y las acacias de espinas infladas en su libro *The Naturalist in Nicaragua* (El Naturalista en Nicaragua, 1874). A consecuencia de sus observaciones se estableció una larga controversia

meno conocido como injerto radicular. En consecuencia, los nutrientes de una planta pueden ser transferidos a otra generando pautas complejas e inesperadas; la supervivencia de una especie en una área puede

entre algunos organismos, como la mariposa de la *Yucca* y las plantas de *Yucca*, y que se trataron en el Capítulo 29, son casos de mutualismo.

Uno de los ejemplos más interesante y ecológicamente significativo de mutualismo es el que corresponde a la interacción entre hongos y plantas vasculares. Tal y como se discutió en los Capítulos 13 y 26, las raíces de la mayoría de las plantas vasculares están asociadas a hongos, y forman complejas estructuras denominadas micorrizas. Sin dichas micorrizas el crecimiento normal de las plantas sería imposible. Las asociaciones micorrícicas parecen haber tenido un papel crucial en la primera invasión de la tierra firme por las plantas.

Cuanto más se aprende de las relaciones micorrícicas, su importancia para las plantas vasculares se hace más evidente. En muchas plantas vasculares rara vez se encuentran individuos sin micorrizas en la naturaleza, a pesar de que el crecimiento puede ser posible sin hongos siempre y cuando se controlen estrechamente otras condiciones. La mayor parte de las plantas vasculares son organismos duales en el mismo sentido que lo son los líquenes, aunque esta relación puede no ser tan obvia por encima del nivel del suelo. Tal y como el edafólogo S. A. Wilde, de la Universidad de Wisconsin, ha señalado: "Un árbol anarcado del suelo es sólo una parte del conjunto de la planta, una parte separada quirúrgicamente de su... órgano de absorción y digestión." Para la mayoría de las plantas los hongos micorrícicos desempeñan un papel vital en la absorción del fósforo y de otros nutrientes esenciales.

Los hongos que forman las asociaciones micorrícicas en la mayoría de las plantas son zigomicetes; como se discutió en detalle en el Capítulo 13, estas asociaciones se denominan endomicorrizas, y son características de la mayoría de las plantas herbáceas, arbustos y árboles. En algunos grupos de coníferas y en dicotiledóneas –principalmente árboles– las asociaciones se realizan sobre todo con basidiomicetes, aunque también con algunos ascomicetes; tales asociaciones reciben el nombre de ectomicorrizas. Algunas de ellas son extremadamente específicas, de manera que una especie de hongo forma asociaciones micorrícicas sólo con plantas vasculares de una determinada especie o grupo de especies próximas. Por ejemplo, se sabe que *Boletus elegans*, un basidiomicete, se asocia únicamente con el alerce (*Larix*), una conífera. Se ha descubierto que otros hongos, como *Cenococcum geophilum*, viven formando asociaciones micorrícicas con árboles forestales pertenecientes a más de doce géneros distintos. Las ectomicorrizas son especialmente características de poblaciones relativamente puras de árboles que crecen en latitudes altas del Hemisferio Boreal o en altitudes elevadas.

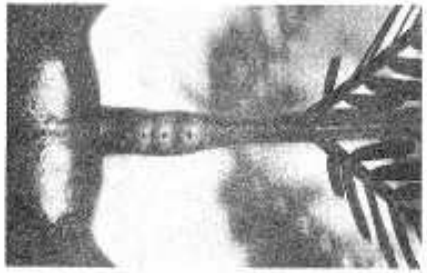
Los casos más intrincados de mutualismo tienen lugar en los trópicos, donde existen muchos más tipos de organismos que en las regiones templadas. Por ejemplo, los árboles y arbustos del género *Acacia* se encuen-

complejidad que pueden alcanzar las interacciones planta-animal. El tipo de relación particular que se establece entre los individuos de *Acacia cornigera* y los habitantes de sus espinas, hormigas del género *Pseudomyrmex*, es un buen ejemplo de ello (Figura 31-2).

Las plantas de *Acacia cornigera* poseen un par de espinas considerablemente infladas, de más de 2 centímetros de largo que nacen en la base de cada hoja. Los peciolos presentan nectarios, y unos pequeños órganos nutritivos, denominados cuerpos de Belt que se localizan en el extremo de cada folíolo. Las hormigas viven en el interior de los huecos que presentan las espinas y obtienen azúcares de los nectarios, así como grasas y proteínas al comer los cuerpos de Belt. Las acacias crecen extraordinariamente rápido y son particularmente abundantes en áreas perturbadas, donde la competencia entre las especies colonizadoras de rápido crecimiento es con frecuencia muy intensa.

Thomas Belt fue el primero en describir la relación

31-2
Hormigas y acacias. (a) Acacia collinsii, mostrando los nectarios en la base del pecíolo de una de sus hojas compuestas. (b) Cuerpos de Belt en los extremos de los folíolos de Acacia collinsii. (c) Hormigas obreras (Pseudomyrmex ferruginea) atacando los zarcillos de una liana que crece sobre la especie de acacia Acacia cornigera. Al obtener todo su alimento de estas plantas, las hormigas a su vez atacan a cualquier planta que se ponga en contacto con la acacia, y matan a la mayoría de los insectos que intentan alimentarse de estas plantas. (d) Un individuo de Acacia cornigera sobresaliendo por encima de la vegetación secundaria de las tierras bajas tropicales de Méjico. Si esta planta no hubiera sido colonizada por las hormigas, habría muerto en una fase juvenil, suprimida por la vegetación y devorada por los insectos.



(a)

acerca de si la presencia de las hormigas beneficiaba en realidad a las plantas de acacia. Esta cuestión fue finalmente solucionada en 1964 por Daniel Janzen, que entonces era un estudiante de posgrado de la Universidad de California, Berkeley y que en la actualidad es un profesor de la Universidad de Pennsylvania. Janzen descubrió que las hormigas obreras, las cuales pululaban sobre la superficie de la planta, mordían y picaban a todos los animales de cualquier tamaño que entraban en contacto con la planta, protegiéndola de esta forma contra las actividades de los herbívoros y asegurando un hogar para ellas mismas y para sus descendientes. Además, si las ramas de otra planta tocaban al árbol ocupado por las hormigas, éstas hacían un corte anular en su corteza. De esta forma destruían las ramas invasoras y construían un túnel hacia la luz a través de la vegetación tropical de rápido crecimiento.

Cuando Janzen eliminaba de forma artificial las hormigas de una planta –envenenándolas o cortando las partes de la planta que contenían hormigas– o cuando una acacia no había sido ocupada de forma natural por hormigas (una situación que sucedía raramente), el crecimiento de la planta era extremadamente lento, de forma que acababa muriendo después de unos pocos meses como resultado de los daños causados por insectos y por la sombra creada por otras especies. Las plantas ocupadas por hormigas crecían muy rápidamente, alcanzando pronto los 6 metros o más de altura y sobrepasando al resto de la vegetación secundaria. Estas hormigas hacen sus nidos solamente en estas particulares acacias y su alimentación es completamente dependiente de los nectarios y de los cuerpos de Belt de estas plantas. Por tanto, queda claro que el sistema hormiga-acacia es una entidad biológica dual tanto como, por ejemplo, un líquen. Normalmente, un elemento no puede sobrevivir sin el otro en la comunidad en que dicho sistema está presente.

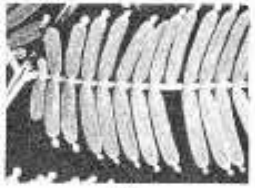
Existen muchos otros tipos de relaciones de mutualismo que vinculan a los organismos. Por ejemplo, los árboles de un bosque, así como las plantas herbáceas, se hallan con frecuencia conectadas a través del feno-

depender literalmente de la presencia de otra especie con la que forma injertos radiculares. Los troncos de los árboles pueden vivir indefinidamente, a pesar de que no posean superficie fotosintética propia, debido a que sus raíces están conectadas a las de otros individuos del bosque y a que son capaces de obtener nutrientes de ellas. Algunas enfermedades, como el marchitamiento de los olmos del medioeste y este de los Estados Unidos, también pueden transmitirse a través de los injertos radiculares.

Competencia

Contrariamente a los animales, las plantas verdes dependen de un único proceso para obtener su energía: la fotosíntesis. Por lo tanto, la competencia entre vegetales se manifiesta principalmente en términos de "lucha por la luz". Los vegetales que crecen a la sombra de otros han desarrollado mecanismos que les permiten realizar la fotosíntesis a intensidades bajas de luz. Aunque la competencia por el agua y los nutrientes es también importante en los vegetales, la competencia por la luz es primordial. Las diferencias en la altura de los individuos, la disposición de las hojas y la forma de la copa de las plantas parecen ser factores decisivos que permiten a los individuos de los distintos tipos de plantas adaptarse a los diferentes hábitats que se encuentran en una comunidad determinada, ya sea un prado bajo o un bosque alto. En los animales, la competencia parece que se manifiesta de una forma mucho más precisa que en los vegetales, por lo que los tipos de interacciones competitivas que discutiremos aquí no necesariamente han de referirse a unas especies concretas sino que pueden afectar sencillamente a cualquier par de especies vegetales que llegan a entrar en contacto. En la mayoría de los tipos de plantas, las plántulas son claramente más sensibles a la competencia que las plantas adultas de la misma especie que ya están establecidas.

En condiciones experimentales, cuando se hace que dos tipos de organismos vivan juntos durante un largo



(b)

(c)

(d)

periodo de tiempo en un mismo ambiente, uno de ellos siempre acaba siendo eliminado. A partir de esta observación y de cálculos teóricos similares, se ha deducido que, en condiciones naturales, dos especies no pueden

matosis, una enfermedad causada por un virus, redujo drásticamente la población de conejos. Al principio, las gramíneas que crecían en suelos calcáreos eran continuamente comidas por los conejos, de manera que un

coexistir indefinidamente en el mismo hábitat utilizando exactamente los mismos recursos de la misma manera. Esta es una forma simplificada de enunciar lo que Garrett Hardin llamó *principio de exclusión competitiva*. Si dos especies crecen juntas y utilizan los mismos recursos esenciales, y si estos recursos están presentes en cantidades limitantes, los individuos de una o ambas especies serán más pequeños o estarán en un número menor que si estuvieran creciendo solos. Si el ambiente es complejo, como en la naturaleza, diversos organismos pueden utilizarlo de maneras diferentes, subdividiendo de hecho el hábitat. Pueden entonces continuar coexistiendo indefinidamente.

Por ejemplo, en una turbera, los musgos del género *Sphagnum* con frecuencia parecen formar una cubierta continua constituida normalmente por varias especies. ¿Cómo es posible que estas especies diferentes continúen coexistiendo? Cuando se examina con más detalle la situación se observa que hay especies semiacuáticas que viven en el fondo de las cavidades más húmedas; otras especies crecen en los lugares más secos de los flancos de los montículos, que ellas mismas contribuyen a formar; y todavía hay otras especies que sólo crecen en las condiciones más secas que se dan en la parte superior de los montículos, de donde finalmente son desplazadas por una o más especies de plantas fanerógamas. Por lo tanto, aunque todas las especies de *Sphagnum* coexisten en el sentido de que todas ellas están presentes en la misma turbera, en realidad ocupan diferentes microhábitats y se van reemplazando continuamente conforme las características de cada microhábitat cambian.

Si las poblaciones de especies que coexisten se mantienen en niveles bajos, es posible que no lleguen a eliminarse. Este hecho fue observado en Inglaterra durante este siglo cuando una grave epidemia de mixomatosis, una enfermedad vírica, se introdujo en una gran parte de la reserva, la cual posee en total 62 hectáreas.

gran número de especies diferentes de fanerógamas podían vivir en este hábitat. Tras la disminución de los conejos, la cobertura de gramíneas de estos suelos se hizo más profunda y más densa, de forma que muchas de las especies de fanerógamas que antes eran abundantes se hicieron raras (Figura 31-3). Con frecuencia, se han observado efectos similares cuando se comparan pastos o praderas pastoreadas y no pastoreadas, así como en áreas en las que los desastres naturales, como los huracanes, son frecuentes. Por estas razones podríamos esperar que la diversidad de especies fuera mayor a lo largo de una costa continuamente azotada por el oleaje, en la que las perturbaciones son continuas, que no en un ambiente más estable.

La mayoría de las situaciones de competencia son bastante complicadas, y afectan tanto a las relaciones interespecíficas como a las intraespecíficas. Existen diferentes formas de expresar el éxito relativo de dos especies que crecen juntas. Por ejemplo, la Figura 31-4 muestra las variaciones en la producción (peso seco de cosecha por hectárea) que tienen lugar en el maíz (*Zea mays*) cuando crece diferentes densidades. Al aumentar la densidad, el peso seco de las plantas de maíz (tallos y espigas) también aumentó. Cuando había más de siete plantas por metro cuadrado, el peso seco de los tallos sin las espigas aumentó más rápidamente que el de los tallos más las espigas, pero el peso seco de las espigas disminuyó claramente.

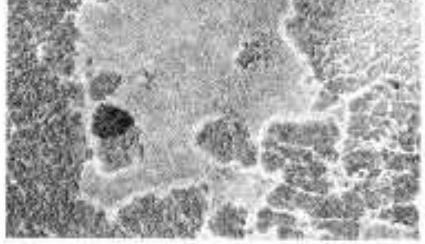
La reproducción clonal, que es importante en muchas plantas, en ocasiones hace difícil definir en la naturaleza los límites de los individuos genéticamente idénticos. Esto, a su vez, puede impedir la medida de sus interacciones competitivas. Los individuos genéticamente iguales pueden hallarse muy dispersos, pero también pueden encontrarse en ambientes similares muy separados dentro de un mismo hábitat complejo.

(a)

(b)

31-3
Reserva Natural Nacional de Lullington Heath, East Essex, Inglaterra, una área de prados calcícolas antes (a) y después (b) de la eliminación de conejos provocada por la mixomatosis, una enfermedad vírica. La primera fotografía fue obtenida en 1954 y la segunda en 1978. En un esfuerzo por restaurar la diversidad de plantas herbáceas, las autoridades han introducido programas de pastoreo con ovejas y caballos en una gran parte de la reserva, la cual posee en total 62 hectáreas.

31-4
Influencia de la densidad de plantas en la producción del maíz (Zea mays) medida de tres formas diferentes. Si el objetivo del agricultor es obtener mazorcas del mayor peso seco posible, la densidad máxima se encuentra entre siete y ocho plantas por metro cuadrado.



31-5
Las matas de Salvia leucophylla producen terpenos que se evaporan y se dispersan por el aire, hasta llegar finalmente al suelo, donde inhiben el crecimiento de otras plantas. En esta vista aérea se observa claramente la zona desnuda alrededor de los individuos aislados y de los grupos de plantas de Salvia. Inmediatamente alrededor de las matas existe una zona completamente desprovista de vegetación y a continuación una zona de prados que reciben el efecto inhibidor, de manera que sólo aparecen unas pocas plantas anuales.

Esta característica no sólo se da en plantas perennes rizomatosas, como muchas gramíneas y juncos, sino también en margaritas y otras plantas en las que las semillas se producen asexualmente y contienen embriones que son genéticamente idénticos a sus progenitores. Esto es también característico de aquellas plantas, como el trébol, (*Trifolium repens*), en las cuales una planta original da lugar a varios individuos independientes.

En algunas interacciones competitivas, uno o los dos organismos que compiten producen sustancias que inhiben tanto el crecimiento de los individuos de su misma especie, produciendo un mayor espaciamiento de los individuos, como el crecimiento de otras especies. Por ejemplo, el hongo *Penicillium chrysogenus*, que crece sobre sustratos orgánicos tales como semillas, produce en la naturaleza cantidades significativas de penicilina. Esta penicilina inhibe el crecimiento de las bacterias que compiten directamente con el hongo por los mismos nutrientes. Sin embargo, las bacterias como *Bacillus cereus*, que producen penicilinasas (enzimas que degradan la penicilina), con frecuencia reemplazan al *Penicillium*.

Las relaciones análogas entre las plantas superiores reciben el nombre de *alelopatía*. En la zona costera de California, por ejemplo, existe una zona desprovista de vegetación entre las comunidades arbustivas y los prados de gramíneas (Figura 31-5). La activación alimentaria de los roedores, conejos y pájaros, que encuentran cobijo entre los arbustos, se concentra en esta zona. Si la actividad de estos animales se evita mediante vallas, las plantas herbáceas anuales crecen vigorosamente en lo que normalmente sería una zona desnuda (Figura 31-6). Además, plantas como la salvia (*Salvia leucophylla*) producen terpenos volátiles que inhiben el establecimiento en sus proximidades de plántulas de muchas especies. Estas plántulas no pueden crecer en la zona desnuda aunque se construyan vallas que excluyan a los animales herbívoros, pero con frecuencia crecen en

31-6
Cuando mamíferos como el ratón se excluyen de una zona desprovista de vegetación, las plantas anuales crecen con profusión hasta llegar al límite de las zonas pobladas por arbustos, en los cuales normalmente están ausentes. Estos resultados, presentados por Bruce Bartholomew, de la Academia de Ciencias de California, indican que el efecto de estos mamíferos basta para explicar la ausencia de vegetación en las zonas desnudas, independientemente de la producción de sustancias tóxicas por parte de las plantas vecinas.

De hecho, dichas sustancias son aparentemente el factor más importante para controlar a los insectos herbívoros en la naturaleza. Esta ventaja es análoga a la que se obtiene mediante la formación de espinas o aguijo-

insectos. El piretreno es un ejemplo de insecticida natural producido comercialmente a partir de una especie de *Chrysanthemum*. Las superficies córeas de las hojas, que son difíciles de digerir, también pueden ser importantes a la hora de minimizar los ataques de insectos y

David Rhoades, de la Universidad de Washington, ha realizado observaciones similares en sauces y alisos. Aún más sorprendente fue que Rhoades descubrió que estos árboles producían una sustancia volátil cuando

el límite entre la zona desnuda y el prado, donde las sustancias tóxicas producidas por la salvia están menos concentradas y el prado es todavía algo abierto y deja algunos claros.

Interacciones planta-herbívoro

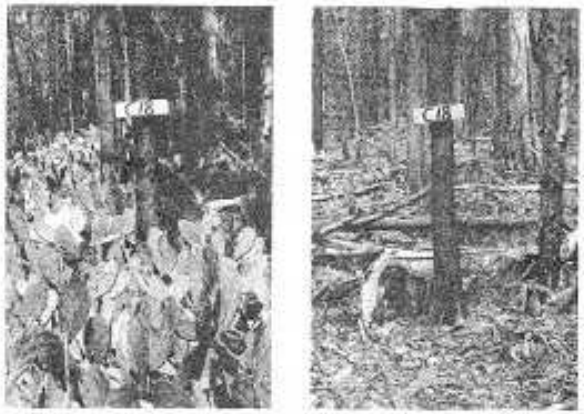
Como consecuencia de la introducción desde Latinoamérica de plantas de cactus pertenecientes al género *Opuntia*, grandes extensiones de Australia fueron cubiertas por las poblaciones espinosas de estos cactus convirtiendo lo que fueron fértiles tierras en zonas sin ninguna utilidad ganadera, y amenazando seriamente la economía de grandes áreas del interior del país. Hoy en día, los cactus han sido casi completamente eliminados gracias a una mariposa (*Cactoblastis cactorum*) descubierta en Sudamérica e introducida deliberadamente en Australia. Las larvas de esta mariposa destruyen las plantas del cactus al comérselas. La mariposa, que había sido abundante en Australia, es difícil de encontrar actualmente, incluso inspeccionando cuidadosamente las pocas poblaciones supervivientes de cactus; no obstante, no hay duda de que continúa ejerciendo un estrecho control sobre las poblaciones de estas plantas en Australia (Figura 31-7).

En general, los efectos de los herbívoros sobre los vegetales son profundos, tanto a corto como a largo plazo. Como se discutió en el Capítulo 22, estas interacciones han conducido en el curso del tiempo a la aparición de una gran variedad de defensas químicas en las plantas –que corresponden a las frecuentemente denominadas "sustancias vegetales secundarias". La capacidad de las plantas para producir dichas sustancias químicas de carácter tóxico y de retenerlas en sus tejidos les proporciona una gran ventaja competitiva.

nes, o de hojas coriáceas. Una gran parte del esfuerzo de los investigadores en la búsqueda de métodos que mejoren la resistencia de los cultivos frente a los herbívoros está enfocado en el estudio de estas sustancias. En vista de la importancia de estos compuestos en los ecosistemas terrestres, no es sorprendente que también se hayan encontrado recientemente en muchas algas marinas sustancias que desempeñan una función similar. Se ha demostrado que estos compuestos protegen a las algas de los herbívoros que se encuentran en el mar.

Las interacciones planta-herbívoro y planta-parásito pueden ser bastante complejas. Por ejemplo, las plantas de guisante (*Pisum sativum*) están ampliamente protegidas frente a hongos parásitos gracias a una sustancia llamada pisatina que producen estas plantas. Sin embargo, muchas cepas de *Fusarium*, un importante género de hongos parásitos, poseen enzimas llamadas monooxigenasas que convierten la pisatina en un compuesto menos tóxico. Por tanto, dichos hongos tienen la capacidad para infectar a los guisantes. Los seres humanos también utilizan las monooxigenasas para eliminar la toxicidad de algunas sustancias que de otra manera serían perjudiciales para la salud. De esta forma se establece una "guerra química" continua entre los vegetales y sus herbívoros.

Las sustancias químicas protectoras que producen las plantas son con frecuencia repulsivas, pero algunas de ellas pueden tener otras propiedades para disuadir a los herbívoros. Por ejemplo, las cromenas pueden interferir con la hormona juvenil de los insectos (la cual es necesaria para completar su ciclo vital normal) y en consecuencia actuar como un auténtico insecticida. Una especie mejicana del género *Helenium* produce helenalina, que actúa como un poderoso repelente de



(a) (b)

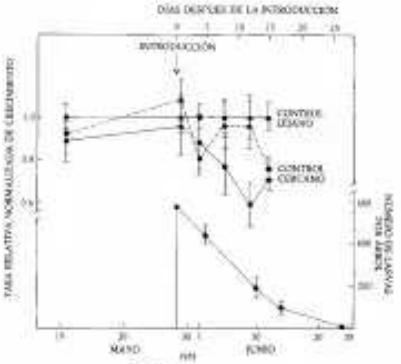
31-7
(a) *Poblaciones densas del cactus* Opuntia inermis, *creciendo en un bosque mixto de Queensland, Australia, en octubre de 1926; (b) el mismo bosque en octubre de 1928, después de que los cactus fueran destruidos por la mariposa* Cactoblastis cactorum, *procedente de Sudamérica y que había sido introducida deliberadamente. En la primera introducción, realizada en mayo de 1925, las larvas de esta mariposa destruyeron los cactos de más de 120 millones de hectáreas de terreno.*

hongos.

Cuando las plantas son infectadas por hongos o bacterias, con frecuencia se defienden produciendo antibióticos naturales llamados *fitoalexinas*. Estas son sustancias de tipo lipídico, cuya síntesis también puede estimularse mediante lesiones foliares. Parece ser que se producen en respuesta a la presencia de moléculas específicas de hidratos de carbono, llamadas *elicitores*, que están presentes en las paredes celulares de hongos y bacterias. Los elicitores, que son liberados desde las paredes celulares fúngicas o bacterianas por enzimas presentes en las plantas atacadas, se difunden a través de las células de la planta como lo harían las hormonas. Finalmente, los elicitores se unen a receptores específicos de las membranas plasmáticas, desencadenando los cambios metabólicos que llevan a la producción de las fitoalexinas. En principio, podría ser posible rociar elicitores sobre los cultivos antes de que se vean infectados y de esta forma protegerlos frente a las plagas fúngicas o bacterianas. Dicho proceso sería análogo a las vacunaciones a las que se someten los seres humanos.

Sin embargo, un posible inconveniente sería que el coste energético invertido por la planta en la producción de fitoalexinas en grandes cantidades podría hacer disminuir la cosecha final más de lo que lo haría disminuir la infección fúngica o bacteriana. No obstante, el conocimiento de los mecanismos de producción de fitoalexinas por las plantas es de gran importancia en la protección de los cultivos, y de hecho ya se han sintetizado y probado varios elicitores sintéticos. La manipulación de las bases genéticas de la resistencia, actualmente posible gracias a los métodos de la ingeniería genética (descritos en el Capítulo 30), también ofrece nuevas posibilidades para mejorar la resistencia de los cultivos sin que esto requiera un elevado coste energético.

Al igual que algunas plantas producen fitoalexinas, otras producen taninos y otros compuestos fenólicos que parecen desempeñar una función similar en la naturaleza. Cuando la mariposa *Lymantria dispar* ataca y defolia árboles del género *Quercus*, éstos producen nuevas hojas que son mucho más ricas en taninos y en otros compuestos fenólicos. Las nuevas hojas producidas en dichas condiciones son también más duras y contienen menos agua que las anteriores. Las diferencias son suficientemente importantes como para que las larvas que se alimentan de las hojas nuevas tengan un crecimiento menor y por tanto disminuye la intensidad de los ataques posteriores de la mariposa. Parece ser que los taninos interfieren en los procesos digestivos de los insectos, combinándose con otras proteínas vegetales y haciéndolas indigeribles. Efectos similares pueden encontrarse también con frecuencia en otras plantas. Por ejemplo, cuando las liebres nivales comen de algunos árboles y arbustos, como algunos abedules (*Betula papyrifera*), estas plantas producen tallos nuevos que son mucho más ricos en resinas y en compuestos fenólicos que los tallos anteriores.



31-8
Tasas normalizadas de crecimiento relativo de orugas de lasiocámpidos (una familia de lepidópteros) que se alimentan de las hojas diez árboles de ensayo del sauce Salix sitchensis *infestados el 28 de mayo de 1981; diez árboles de la misma especie localizados muy cerca uno de otro; y 20 árboles más alejados entre sí. Abajo: Número de larvas que atacaban los árboles en distintas fechas. Mientras que las hojas de los árboles próximos se volvieron menos apetecibles rápidamente –medido mediante su capacidad para soportar el crecimiento de las orugas–, las de los árboles distantes permanecieron constantes a lo largo de todo el experimento.*

LOS PLAGUICIDAS Y EL ECOSISTEMA

Aproximadamente se producen cada año 500 mil millones de toneladas de plaguicidas y herbicidas para su aplicación en los cultivos de los Estados Unidos. De esta enorme

debían controlarlos. Del total estimado de 2.000 especies de insectos causantes de las principales plagas, aproximadamente la cuarta parte de ellas ya han

CICLO DE NUTRIENTES

Desde el punto de vista de la disponibilidad de nutrientes, un ecosistema es más o menos autosuficiente.

cantidad, se ha estimado que tan sólo aproximadamente un 1 por ciento llega en realidad a afectar al organismo que se pretende eliminar: la mayor parte del resto o bien se distribuye por el suelo, el agua u otros organismos del mismo ecosistema, o bien se extiende a otros ecosistemas vecinos. Cuando esto ocurre puede tener importantes efectos negativos en el funcionamiento de esos ecosistemas. Por ejemplo, pueden provocar la eliminación de algunas especies, las cuales pueden tener un papel importante en el conjunto del ecosistema o provocar indirectamente la desaparición de otras especies. Algunos importantes descomponedores, como las lombrices de tierra u otros importantes organismos del suelo, pueden ver disminuida en gran medida su abundancia por causa de los plaguicidas de forma que el ecosistema, en su conjunto, deja de funcionar de forma apropiada. La intensidad de estos efectos depende de la toxicidad de las sustancias químicas, así como de su persistencia en el medio.

Uno de los problemas asociados a algunos contaminantes químicos es que tienden a concentrarse conforme pasan a través de las cadenas alimentarias, llegando a alcanzar las mayores concentraciones en los depredadores finales. Por ejemplo, los hidrocarburos clorados, como el DDT (no autorizado en los Estados Unidos ni en la mayoría de los países desarrollados), se concentra en los tejidos de los pájaros depredadores y provoca que las cáscaras de los huevos sean anormalmente frágiles. Un huevo de estas características fácilmente se romperá prematuramente, causando la muerte del joven pájaro que se halla en su interior. Además, muchas razas de insectos, bacterias, y hongos se han hecho resistentes a los plaguicidas que desarrollado razas resistentes a uno o más insecticidas. De la misma manera, un importante número de especies de malas hierbas han desarrollado resistencia a los herbicidas, como se explicó en el Capítulo 30.

Otros efectos son menos directos. Por ejemplo, algunas especies importantes de depredadores que en condiciones naturales controlan las poblaciones de las especies causantes de plagas pueden ser eliminadas por los plaguicidas venenosos, llegando a ocasionar los mismos brotes que los plaguicidas trataban de evitar. Como en la mayor parte de las actividades humanas, el efecto neto de la aplicación de los plaguicidas y herbicidas es el de disminuir la diversidad de los ecosistemas afectados. A pesar de estos problemas, la productividad de la agricultura moderna depende en gran medida de la aplicación de estas útiles sustancias químicas.

Sin embargo, debido a los drásticos efectos de estas sustancias, los investigadores realizan una continua búsqueda de sustitutos menos dañinos. Estos incluyen cruzamientos selectivos con el objeto de obtener cultivos resistentes a las plagas (los métodos de ingeniería genética descritos en el capítulo anterior serán de gran utilidad para conseguir este objetivo); incremento de las investigaciones que tratan de obtener plaguicidas menos tóxicos y menos persistentes que los utilizados en la actualidad; sistemas integrados de control de plagas, que implican la combinación de medidas de control, incluyendo la potencialización de depredadores y de organismos patógenos de las especies causantes de las plagas, así como el uso juicioso de plaguicidas.

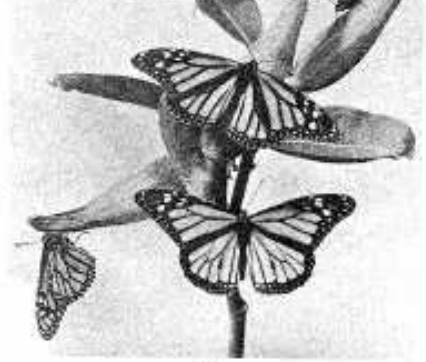
los frutos; por tanto, estas plantas han vuelto a ser comestibles para los herbívoros. Actualmente se necesitan algunos tratamientos especiales, como el tratamiento con insecticidas, para protegerlas de nuevo. La sandía cultivada (*Citrullus vulgaris*) también puede ser atacada por una mayor variedad de insectos de lo que lo son sus parientes silvestres y por tanto estos insectos deben ser disuadidos de atacar a la planta si se quiere obtener una cosecha satisfactoria.

La polinización constituye una forma especializada de interacción planta-herbívoro, en la cual una parte especial de la planta (normalmente el néctar) es ingerido por un animal que también realiza la polinización. Desde muchos puntos de vista, la polinización es en realidad una forma de mutualismo, ya que ambos participantes obtienen un beneficio seguro de la relación. Aquí, el énfasis se hace en atraer al herbívoro y de esta forma, como se describió en el Capítulo 29, se ha desarrollado una gran diversidad de flores en las angiospermas. En esta especie de carrera selectiva, plantas y animales se van adaptando mejor unos a otros, surgiendo sistemas de polinización cada vez más especializados.

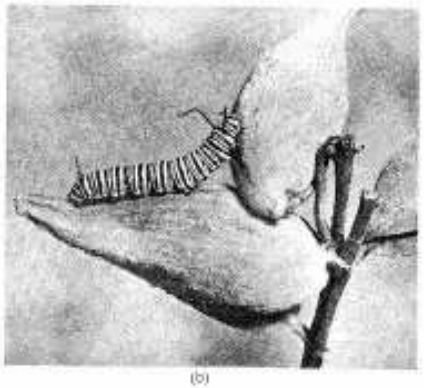
Las sustancias vegetales secundarias que los animales ingieren pueden a su vez jugar un cierto papel en sus relaciones ecológicas con otros animales. Algunos insectos almacenan estos venenos en el interior de sus tejidos, protegiéndose de esta forma de sus propios depredadores (Figura 31-9). Algunas sustancias con función de atracción sexual en ciertos insectos son derivados de las plantas de las cuales se alimentan. Los insectos concentran estas sustancias y luego las utilizan para atraer a los individuos del sexo contrario de su misma especie.

Por supuesto, las hormigas que viven en las cavidades de las espinas de las acacias, que fueron discutidas como un ejemplo de mutualismo en las páginas anteriores, desempeñan en estas plantas una función similar a la de los compuestos secundarios: protegen a las plantas de los herbívoros. Es significativo que las especies de *Acacia* que no están habitadas regularmente por hormigas contengan sustancias químicas amargas, mientras que las que son habitadas por hormigas no las presenten. Las hormigas y estas sustancias químicas parecen tener la misma función.

Considerándolas en su conjunto, las relaciones dentro de una comunidad son extraordinariamente complejas. Las plantas que habitan próximas se influyen mutuamente en una interminable variedad de maneras, de las cuales sólo unas pocas comienzan ahora a ser comprendidas. Posiblemente, los individuos de una especie no son los que determinan su supervivencia, sino que es el conjunto interrelacionado de individuos y los tipos de interacciones que pueden tener entre sí lo que determina el éxito de una determinada especie en un lugar concreto.



(a)



(b)

31-9
(a) *La mariposa* Danaus plexippus *obtiene ciertos glicósidos "cardíacos" de las plantas de la familia de las asclepiadáceas, de las cuales se alimenta en larva (b). Como resultado, esta mariposa no es comestible para los pájaros y otros vertebrados. La mariposa "advierte" de este hecho mediante la coloración naranja y negra que presentan los adultos, mientras que las larvas tienen unas bandas de colores blanco, amarillo y negro claramente visibles. Incluso sus huevos, que son de un conspicuo color amarillo, contienen suficientes glicósidos como para quedar protegidos.*

Una de las causas más importantes de esta autonomía es el continuo reciclaje de los elementos químicos entre los organismos y el medio ambiente. Las rutas que siguen algunos de estos elementos esenciales, denominadas ciclos de nutrientes, se discutieron en el Capítulo 26. En principio, nada se pierde, de forma que el conjunto de nutrientes es continuamente renovado y está permanentemente a disposición de los organismos. La tasa del flujo que va desde los compartimentos no animados hasta los seres vivos y viceversa, el conjunto de materia disponible en los compartimentos no animados y la forma de estos compartimentos varía de un elemento a otro.

Reciclaje en un ecosistema forestal

Los estudios realizados en un ecosistema forestal caducifolio han demostrado que los vegetales de esta comunidad tienen un papel esencial en la retención de los elementos nutritivos. Los estudios fueron realizados en el Hubbard Brook Experimental Forest del White Mountain National Forest en New Hampshire. En primer lugar, los investigadores establecieron un procedimiento para determinar el balance mineral –entradas y salidas, o "ganancias" y "pérdidas"– de las diferentes áreas del bosque. Analizando los contenidos de nutrientes de la lluvia y la nieve, pudieron estimar las entradas; y mediante la construcción de colectores que canalizaban el caudal de agua que fluía fuera de ciertas áreas seleccionadas, pudieron calcular las salidas (Figura 31-10). El lugar estudiado presentaba la gran ventaja de que la roca madre se encontraba justo por debajo de los horizontes edáficos, de forma que se perdía muy poco material, es decir, el agua del suelo se percolaba a muy poca distancia.

Los investigadores descubrieron que el bosque natural era extraordinariamente eficiente a la hora de conservar sus elementos minerales. Por ejemplo, las pérdidas anuales netas de calcio del ecosistema eran de 9,2 kilogramos por hectárea. Esto representa tan sólo un 0,3 por ciento del calcio del sistema. En el caso del nitrógeno, el sistema en realidad acumulaba este elemento con una tasa de aproximadamente 2 kilogramos por hectárea y año. Aunque algo menor, la ganancia neta de potasio del sistema alcanzaba un valor similar.

En Hubbard Brook, la regulación biológica del ciclo de nutrientes se comprobó con el siguiente experimento. En el invierno de 1965-66 se cortaron todos los árboles, plántulas y arbustos de una área de 15,6 hectáreas situada en una pequeña cuenca. Sin embargo, ni se retiró la materia orgánica, ni el suelo fue alterado. Durante la primavera siguiente, el área fue tratada con un herbicida para inhibir el crecimiento de las plantas. Durante los cuatro meses de Junio a Septiembre de 1966, las salidas de agua del área fueron cuatro veces mayores que en los años anteriores. Las pérdidas netas de calcio fueron 20 veces mayores que en el bosque inalterado, mientras que las pérdidas de potasio fueron

DEFENSAS VEGETALES EN LAS SOLANÁCEAS

Muchas de las plantas de la familia de las solanáceas –que incluye a algunas de tanta importancia económica como las

(*Datura stramonium*) y otras especies de la familia,

31-10
Colector en el bosque experimental de Hubbard Brook en New Hampshire. El agua procedente de cada uno de los seis ecosistemas experimentales se canalizó a través de un colector del mismo tipo que el que se muestra en la figura, construido en el lugar en el que el agua abandonaba la cuenca y sus elementos químicos fueron analizados. Los árboles y los arbustos de la cuenca de la que procedía el agua de este colector habían sido talados. Los experimentos mostraron que esta deforestación incrementaba en gran medida las pérdidas de nutrientes del ecosistema.

31-11
Una cadena trófica. Una tortuga perteneciente a la especie Terrapene carolina triunguis *se come a un pequeño caracol que se había alimentado de los hongos que están descomponiendo la materia orgánica del suelo.*

21 veces mayores. La perturbación más importante fue la observada en el ciclo del nitrógeno. Los tejidos de las plantas y los animales muertos continuaron descomponiéndose a amoníaco y iones amonio, los cuales fueron utilizados por las bacterias nitrificantes para producir nitratos, la forma en la que las plantas normalmente asimilan el nitrógeno. Sin embargo, al no haber plantas, los iones nitratos no quedaron retenidos en el suelo. Las pérdidas netas de nitrógeno fueron en promedio de 120 kilogramos por hectárea y año durante el período 1966 a 1968. Como efecto secundario, el arroyo que drenaba el área, contaminado con nitratos, sufrió un crecimiento excesivo de algas. La concentración de nitratos del arroyo se incrementó por encima de los niveles establecidos por el Servicio de Salud Pública de los Estados Unidos como seguros para el agua potable.

No siempre se pierde el nitrógeno con tanta facilidad como ocurrió en Hubbard Brook. Las tasas reales dependen de las características concretas del ciclo del nitrógeno en cada bosque antes de que tenga lugar la perturbación. Por ejemplo, si los microorganismos presentan una elevada demanda del nitrógeno liberado después de la tala del bosque, es posible que la perturbación no produzca pérdidas de la magnitud de las observadas en Hubbard Brook.

NIVELES TRÓFICOS

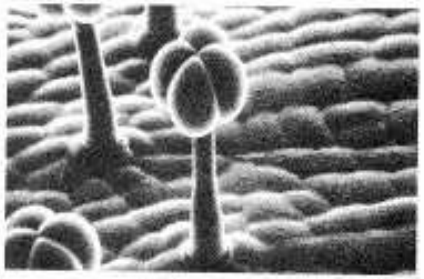
Además de sus componentes *físicos* (no vivos), cada ecosistema incluye dos componentes de tipo *biótico* (vivos) –organismos autótrofos y heterótrofos. Los organismos autótrofos son principalmente organismos fotosintetizadores, los cuales son capaces de utilizar la energía lumínica para producir su propio alimento. Puesto que los organismos heterótrofos no pueden sintetizar sus propios alimentos deben utilizar las moléculas orgánicas producidas por los organismos autótrofos. En los organismos heterótrofos se distinguen varios niveles alimentarios o *niveles tróficos*. En primer lugar se encuentran los *consumidores primarios*, o *herbívoros* –animales que se alimentan de plantas. En segundo lugar, se encuentran los *consumidores secundarios*, o carnívoros y parásitos– animales que se alimentan de otros animales. Finalmente, están los *descomponedores* –hongos, bacterias y diversos animales pequeños. Todos estos niveles se encuentran en la mayoría de los ecosistemas.

En un ecosistema determinado, los organismos de cada uno de los niveles tróficos forman parte de lo que se denomina una *cadena trófica* (Figura 31-11). Las relaciones entre los organismos de una cadena trófica regulan el flujo de energía a través del ecosistema. La longitud y la complejidad de tales cadenas tróficas presentan una gran variabilidad. Normalmente, un organismo posee más de una fuente de alimento y a su vez, él mismo es comido por más de un tipo de organismo. En la mayoría de los casos, sería más correcto hablar de una *red trófica* (Figura 31-12). La complejidad de las relaciones tróficas tiene una gran cantidad de implicaciones en el conjunto de las propiedades del ecosistema.

patatas (*Solanum*), los tomates (*Lycopersicon*) y el tabaco (*Nicotiana*)– han desarrollado pelos glandulares con una función destacada en la protección contra algunos insectos causantes de plagas. Estos pelos excretan un exudado pegajoso y en ocasiones tóxico. Las plantas de la patata cultivada (*Solanum tuberosum*) no poseen estos pelos, pero otras especies silvestres próximas, como *Solanum berthaultii* sí que presentan abundantes pelos glandulares en las superficies de hojas y tallos. Estos pelos excretan una sustancia pegajosa cuando son tocados por los insectos, de forma que éstos quedan atrapados y finalmente mueren por falta de alimento. Este mecanismo de defensa es efectivo contra muchos tipos de insectos, como algunos áfidos, escarabajos y chinches, causantes de importantes plagas. En la actualidad se está intentando en varios países introducir estas características en variedades productivas de la patata cultivada, ya que ésta se híbrida fácilmente con *S. berthaultii*.

Estos pelos glandulares son sólo un elemento del arsenal defensivo de las solanáceas. Las hojas de las plantas de esta familia son ricas en alcaloides como la nicotina, la atropina, y la hiosciamina, que son compuestos venenosos para muchos herbívoros y son responsables de las propiedades alucinógenas de plantas como el estramonio glicósidos que también inhiben el ramoneo de muchos herbívoros. No obstante, los mismos compuestos estimulan a otros insectos herbívoros especializados en comer plantas de esta familia. Como se mencionó en el capítulo anterior, actualmente se están investigando algunas especies de *Solanum* como posibles fuentes de moléculas de esteroides que podrían utilizarse para la elaboración de anticonceptivos. Además, Clarence E. Nelson, de la Washington State University, ha demostrado que los tomates y las patatas producen altas concentraciones de dos tipos diferentes de inhibidores de proteinasas –enzimas que interfieren en la digestión de los herbívoros– a las cuatro horas de haberse producido una simple herida en la planta. Las concentraciones de estos inhibidores permanecen constantes durante cinco horas, antes de disminuir rápidamente.

La primera microfotografía al microscopio electrónico de barrido (a) muestra un pelo atrapador de insectos sobre una hoja de *Solanum berthaultii*. Cuando la cabeza tetralobulada del pelo se rompe al contacto de un insecto, se libera un exudado pegajoso. Las otras microfotografías (b, c y d) muestran, a diferentes aumentos, un áfido (*Myzus persicae*) pegado al tallo de *S. berthaultii* por el exudado de los pelos.



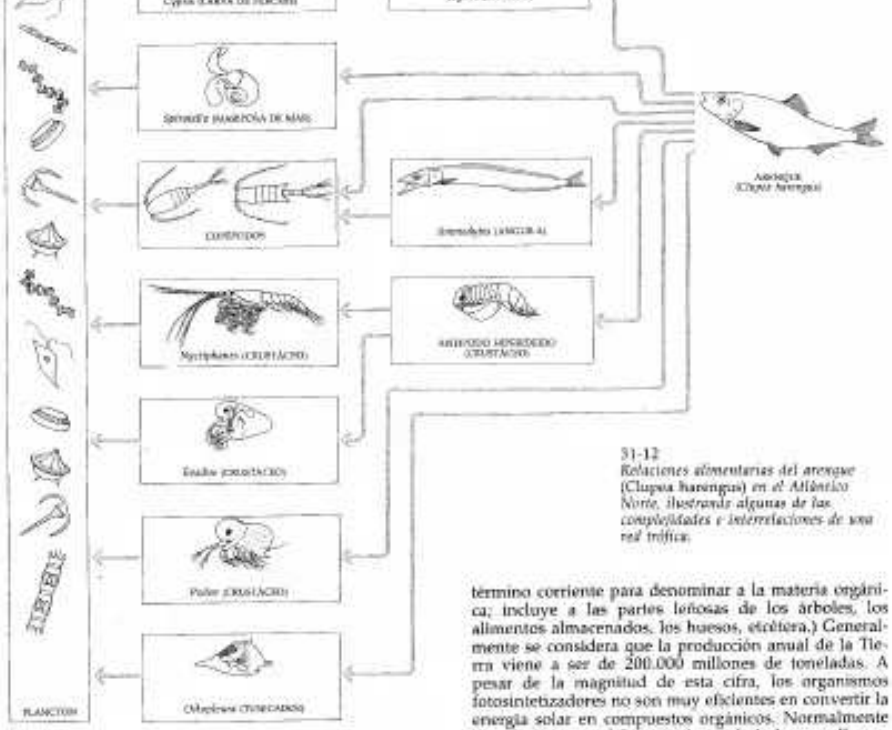
(a)

(b)

(c)

(d)

dad, aproximadamente 1,5 calorías se incorporan a los cuerpos de los herbívoros que comen las plantas, y aproximadamente 0,15 calorías llegan a incorporarse a los cuerpos de los carnívoros que se alimentan de los herbívoros.



31-12
Relaciones alimentarias del arenque (Clupea harengus) en el Atlántico Norte, ilustrando algunas de las complejidades e interrelaciones de una red trófica.

El flujo de energía

En un ecosistema el flujo de energía típicamente comienza con la energía solar que es captada a través de la fotosíntesis y es utilizada en la formación de moléculas de hidratos de carbono. La energía no fluye de forma cíclica en el interior de los ecosistemas, sino que lo hace a través de los organismos autótrofos (normalmente organismos fotosintetizadores, como las plantas, las algas y algunas bacterias), de los consumidores (animales y protistas heterótrofos), hasta llegar a los descomponedores. En cada paso, la mayor parte de la energía se disipa en forma de energía calorífica, que, en última instancia, retorna al espacio en forma de radiación infrarroja.

En un principio se produce una gran cantidad de biomasa en la Tierra cada año. (La biomasa es un término corriente para denominar a la materia orgánica; incluye a las partes leñosas de los árboles, los alimentos almacenados, los huesos, etcétera.) Generalmente se considera que la producción anual de la Tierra viene a ser de 200.000 millones de toneladas. A pesar de la magnitud de esta cifra, los organismos fotosintetizadores no son muy eficientes en convertir la energía solar en compuestos orgánicos. Normalmente se utiliza menos del 1 por ciento de la luz que llega a una planta (ver Capítulo 5). Sin embargo, algunas comunidades vegetales y algunos ecosistemas acuáticos particularmente productivos pueden llegar a convertir el 3 por ciento de la radiación solar incidente en energía química.

Cuando un herbívoro consume la materia orgánica producida por las plantas, la energía se disipa. La mayor parte de esta energía se pierde en forma de calor, y sólo una fracción de la materia orgánica consumida se convierte en tejido animal. Generalmente sólo se incorpora a la biomasa del herbívoro un 2 por ciento de la energía disponible en la planta; el resto se pierde en la respiración. En cada uno de los niveles sucesivos se dan valores similares en la relación ganancias-pérdidas. Por lo tanto, si en promedio los vegetales utilizan 1.500 calorías de energía lumínica por metro cuadrado de superficie y día, solamente unas 15 calorías de energía se convierten en materia vegetal. De esta canti-

Para dar un ejemplo, Lamont Cole, de la Universidad de Cornell, en un estudio realizado en el lago Cayuga, calculó que por cada 1.000 calorías de energía lumínica utilizada por las algas del lago, aproximadamente 150 calorías pasaban a formar parte de pequeños animales acuáticos y 30 calorías a esperlanos (un tipo de peces pequeños). Si nos comiéramos estos peces, ganaríamos aproximadamente 6 calorías de las aproximadamente 1.000 utilizadas primeramente por las algas. Pero si una trucha se come a los esperlanos, y nosotros nos comemos a la trucha, tan sólo ganamos unas 1,2 calorías de las 1.000 originales. A partir de este ejemplo se puede ver claramente que hay más energía disponible para nosotros si nos comemos a los esperlanos en vez de a la trucha, que a su vez se ha alimentado de los esperlanos; no obstante, la trucha se considera un plato exquisito, mientras que los esperlanos constituyen un plato mucho menos apreciado. En condiciones de escasez de alimentos, la población humana debe volver a una dieta completamente vegetal, puesto que no puede permitirse el lujo de unas pérdidas en energía diez veces mayores, como ocurre cuando las plantas sirven de alimento a los animales. Si quisiéramos maximizar la energía solar captada por las plantas, deberíamos convertirnos en animales prácticamente herbívoros.

Las cadenas tróficas generalmente están limitadas a tres o cuatro eslabones. El total de alimento que queda al final de una cadena trófica larga es tan pequeño que puede mantener a muy pocos organismos. El tamaño de los cuerpos también tiene una influencia importante en la estructura de las cadenas alimenticias. Por ejemplo, un animal perteneciente a un eslabón debe ser suficientemente grande como para poder capturar a las presas del eslabón anterior de la cadena. No obstante, la mayor parte de la biomasa de un ecosistema es utilizada por los descomponedores, hongos y bacterias, los cuales, de esta forma, la reciclan.

De acuerdo con las ideas que acabamos de expresar, el total de biomasa de los sucesivos niveles tróficos de un ecosistema generalmente disminuye bruscamente, dando lugar a un tipo de relación entre los niveles tróficos que se describe con la expresión "pirámide de masas" (Figura 31-13). Este esquema puede que no se cumpla si existe una continua renovación de los productores primarios, como las algas de un lago; la tasa de renovación se convierte entonces en el factor determinante y la biomasa total presente en ese nivel en cualquier momento puede ser relativamente pequeña. Si se mide la energía, se observa igualmente la rápida disminución característica de la biomasa; existe por tanto una "pirámide de energía", que presenta mucha menos energía en los cuerpos de todos los depredadores de una determinada comunidad que no en los vegetales. En general, existen también muchos más individuos en los niveles inferiores que en los superiores, lo cual implica la existencia de una "pirámide de números". También ocurre que si todos los organismos

31-13
Pirámides de biomasas (a), energía (b) y número de organismos (c) en diversas comunidades. Tan sólo una porción relativamente pequeña de biomasa o energía es transferida al nivel inmediatamente superior.

de un ecosistema se clasifican en clases de tamaño, los animales pequeños serán mucho más numerosos que los grandes.

Un aspecto práctico del flujo de energía a través de los ecosistemas lo constituye el esfuerzo humano por desarrollar fuentes de energía renovables a partir de las plantas, un proceso conocido como conversión de energía biológica. Se estima que los materiales de deshecho disponibles después de la recogida de las cosechas, así como de las explotaciones forestales, podrían proporcionar una energía equivalente al 1 por ciento de la gasolina consumida anualmente por los Estados Unidos, o al 4 por ciento del consumo nacional de energía eléctrica. No obstante, este potencial está limitado por

los costes energéticos que implica la recolección de todo este material. Las plantaciones de árboles de crecimiento rápido, así como de otras plantas, pueden proporcionar una importante fuente de energía renovable

roca; el suelo se acumula alrededor de la base de los líquenes, los cuales dan paso a los musgos y finalmente a las plantas superiores (Figura 31-15). Las raíces de las plantas superiores se adentran en las grietas, fracturando las rocas aún más. Finalmente, quizá después de

en el futuro, y pueden llegar a constituir uno de los mejores sistemas para capturar de forma eficiente la energía solar.

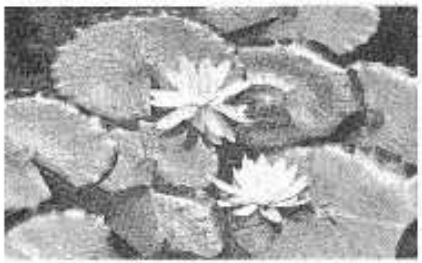
DESARROLLO DE LAS COMUNIDADES Y LOS ECOSISTEMAS

Sucesión

Algunas comunidades vegetales permanecen iguales año tras año, mientras que otras cambian rápidamente. En este último caso, existe una progresión ordenada de cambios en la composición de la comunidad que recibe el nombre de *sucesión*. Un rodal de bosque que ha sido talado es colonizado rápidamente por los árboles que han quedado en la vecindad; de la misma manera, un prado acaba dando paso a un bosque. Otra series análogas de acontecimientos tienen lugar en las áreas abiertas de forma natural, como lagos, prados húmedos, o pendientes rocosas. El proceso de sucesión, desde una perspectiva global, es continuo y generalizado.

La sucesión se produce con velocidad variable en las distintas áreas abiertas temporalmente. Por ejemplo, algunas lagunas se rellenan de restos de plantas acuáticas y de otros materiales; la vegetación que surge en esos lugares favorece la formación de un suelo; el lugar pasa a ser ocupado por un prado húmedo; los arbustos higrófilos se establecen; finalmente el bosque característico de la región acaba creciendo allí donde el prado anterior había ocupado la antigua laguna. (Figura 31-14). En otro ejemplo, las rocas expuestas a la intemperie se van descomponiendo y quebrando por acción de la formación de hielo y su consiguiente deshielo, así como de otros factores físicos; este proceso puede verse acelerado por la acción de líquenes que segregan ciertas sustancias químicas que erosionan directamente la

(a)



(b)

(c)

(d)

31-14
(a) *Vegetación emergente en los márgenes de una laguna.* (b) *Plantas acuáticas con hojas flotantes, como el nenúfar* Nymphaea odorata, *creciendo en la superficie de una charca hasta ahogar a las plantas que viven en el fondo.* (c) *El jacinto de agua* (Eichhornia crassipes) *cumple un papel similar en climas más cálidos.* (d) *Las gramíneas de pantano, juncos y eneas* (Typha spp.) *que crecen en el lecho de una antigua charca completan el proceso de sucesión.*

31-15
Una etapa inicial de la sucesión de una pared rocosa. Los líquenes han comenzado a resquebrajar la roca, mientras que los helechos y los briófitos están acumulando suelo en una pequeña grieta.

31-16
(a) *Plántulas de árboles del abeto* Abies balsamifera *creciendo y reemplazando a álamos temblones americanos* (Populus tremuloides) *en el norte de Minnesota –una etapa en la sucesión forestal que conducirá a una comunidad clímax dominada por* Picea glauca *y* Abies balsamifera. (b) *Plántula del arce rojo* (Acer rubrum) *surgiendo entre las acículas del pino* Pinus strobus. *Los árboles adultos de esta especie de pino filtran la luz hasta un grado en el que ni siquiera sus propias plántulas pueden sobrevivir, de forma que sólo pueden llegar a establecerse aquellas que son tolerantes a la sombra, como las de los arces y los robles. Por otro lado, el proceso de sucesión se hace más lento debido a que las sustancias químicas provenientes de las acículas de pino caídas inhiben a las bacterias fijadoras de nitrógeno del suelo.*

muchos siglos, la roca se ha reducido a suelo, y el suelo es ocupado por los árboles de un bosque u otro tipo de vegetación característica de la región. En los primeros estadios de la sucesión son especialmente importantes las plantas que tienen la capacidad de fijar nitrógeno. En la Figura 31-16 se muestran otros ejemplos de este proceso.

Un ecosistema muestra varias fases en la sucesión hasta llegar finalmente a un tipo de comunidad madura que ha recibido el nombre de *comunidad clímax*. Aunque la naturaleza del estadio final al que se llega a través de la sucesión varía según el clima de la región, este tipo de comunidad normalmente se halla más cerca del automantenimiento de lo que encontraríamos en las fases iniciales de la sucesión. Los organismos de la comunidad han desarrollado una intrincada red de interrelaciones.

Algunos aspectos de la sucesión tienen una gran significación para las personas. Por ejemplo, cuando los colonos europeos llegaron por primera vez en gran número a California, encontraron unos bosques magníficos de *Pinus lambertiana* a lo largo de toda la Sierra Nevada. Más tarde, aunque los conservacionistas trataron de preservar algunos de estos bosques a través de la creación de parques nacionales y de bosques nacionales, una gran parte de las extensiones con pinos fueron finalmente reemplazadas por otros árboles, como el abeto blanco (*Abies concolor*) y el *Calocedrus decurrens*. ¿Cuáles fueron las causas de este cambio?

La respuesta radica en el hecho de que el *Pinus lambertiana* correspondía a un cierto estadio de la sucesión forestal de esta región, y este estadio se mantenía mediante incendios periódicos. Estos incendios se vieron reducidos en gran medida tanto en número como en extensión, como resultado de la gestión realizada en la región por los europeos. Sin la existencia de incendios periódicos de baja intensidad, causados por rayos, que recorrían las arboledas, los arbustos y pequeños árboles crecieron de forma densa y originaron unas condiciones tan espesas que los individuos de *Pinus*

(a)

(b)

lambertiana no se pudieron reproducir. Sólo un sistema de incendios controlados puede preservar en su forma original las arboledas de *Pinus lambertiana* que quedan (Figura 31-17b).

caducifolios de Norteamérica y Eurasia se estima que se necesitan de 60 a 80 años para reemplazar la biomasa vegetal y los nutrientes eliminados del bosque después de la tala de los árboles. En otras comunidades el proceso puede ser más rápido o más lento. En cual-

(a)

(b)

31-17
(a) Después de que el fuego destruye el bosque, se inicia una sucesión secundaria –con la regeneración a partir de las zonas de vegetación próxima que no han sido quemadas. Algunas plantas producen rebrotes desde la base, otras producen abundantes semillas en la zona quemada. En algunos pinos que presentan normalmente los conos cerrados (serotinos), éstos no se abren y por tanto no liberan las semillas hasta que han sido expuestos al fuego. (Ver también Figura 19-7). (b) Pinus lambertiana del sur de Sierra Nevada en California. Después de las campañas de prevención de incendios forestales realizadas por el hombre, estos pinos han sido reemplazados por otros árboles, como Calocedrus decurrens, el árbol de grandes dimensiones situado a la derecha en la fotografía.

(a)

(b)

31-18
(a) Vista de un bosque de Pinus taeda mantenido en una parcela experimental de la Estación Experimental de Tall Timbers, cerca de Tallahassee, en Florida. El último incendio controlado de esta zona fue realizado el 23 de marzo de 1967. (b) En la ausencia de fuego, la sucesión se desarrolla rápidamente. Esta fotografía fue realizada en la misma zona en 1982.

mitad restante de la isla quedó cubierta por una capa de cenizas y piedra pómez de más de 31 metros de grosor. Las islas vecinas también quedaron recubiertas y el resultado fue la eliminación total de las plantas y

Algunas de las relaciones que tienen lugar en las comunidades pueden agruparse en tres categorías: mutualismo, competencia y relaciones planta-herbívoro. En el mutualismo se benefician las dos poblaciones que interaccionan. Algunos ejemplos son los líquenes, el crecimiento de bacterias fijado-

Recolonización

Cuando los hombres alteran un paisaje se producen cambios en la estructura de la comunidad. En los campos abandonados, en las yermas dunas de arena, y en las calles de los pueblos fantasma del oeste americano, se va desarrollando un proceso de sucesión, y se van formando ecosistemas más o menos similares a los de las zonas más próximas que no han sido perturbadas (Figura 31-18). Con el tiempo necesario, los procesos de sucesión pueden restaurar gradualmente la vegetación original de la zona. Por ejemplo, en los bosques

quier caso, para que la recolonización tenga éxito, se requiere un considerable período de tiempo y una fuente de nuevas semillas. En muchas regiones del mundo, especialmente en los trópicos, no se dan estas condiciones, debido a la enorme presión ejercida por el rápido crecimiento de las poblaciones humanas y por su pobreza, tal y como se discutió en el Capítulo 30.

Después de las catástrofes naturales, la recolonización produce cambios similares. Por ejemplo, en agosto de 1883, una violenta explosión volcánica destruyó la mitad de la isla de Krakatoa, situada en el estrecho de Java, aproximadamente a 40 kilómetros de Java; la

(a)

(b)

(c)

(d)

31-19
La última erupción del Monte Santa Helena en el estado de Washington tuvo lugar el 18 de mayo de 1980. (a) Lo que había sido bosques productivos de abeto de Douglas (Pseudotsuga menziesii), Tsuga heterophylla y otras especies de abetos (Abies amabilis y A. procera) fue destruido por la explosión lateral. (b) Sobre una área de más de 60 kilómetros cuadrados se depositó una gruesa capa de materiales volcánicos. (c) Durante el verano de 1980, muchas plantas perennes como Epilobium angustifolium rebrotaron a través de las cenizas. Esta fotografía fue tomada un año después. (d) El abeto de Douglas y muchas otras plantas con semillas dispersadas por el viento recolonizaron zonas que habían quedado tan completamente cubiertas por materiales volcánicos, que todas las plantas que quedaron por debajo habían muerto. Esta fotografía se realizó en 1984.

CAPÍTULO 32

los animales de estas islas. Sin embargo, poco después, la recolonización de Krakatoa comenzó y un total de 30 especies diferentes de pájaros terrestres y acuáticos (correspondientes al número de especies que ocupaban la isla antes de la catástrofe) se volvió a alcanzar al cabo de 30 años. La recolonización de las plantas también se produjo de forma rápida, y en 1934 ya se contabilizaron en la isla un total de 270 especies.

En el estado de Washington, la violenta erupción del Monte Santa Helena del 18 de mayo de 1980, arrojó una avalancha masiva de escorias volcánicas desde la cima y la ladera norte de la montaña hacia el valle del río North Toutle. En 15 minutos más de 61.000 hectáreas de bosque y zonas recreativas fueron devastadas por la explosión lateral, la cual arrasó además a 21.000 hectáreas de bosque y mató los árboles y otras plantas pero los dejó en pie en otras 9.700 hectáreas. Además, la erupción, que duró 9 horas, cubrió toda la zona con hasta 0,5 m de cenizas, piedra pómez y rocas pulverizadas por la explosión (Figura 31-19).

Sin embargo, la vida comenzó a reaparecer en las laderas afectadas por la erupción casi inmediatamente: la primavera siguiente ya había plantas que rebrotaban a través de la capa de materiales volcánicos. Una gran parte de estos materiales fueron erosionados rápidamente. Al cabo de poco tiempo ya comenzaron a llegar dentro del área nuevas semillas y frutos dispersados por el viento. Esta dispersión tuvo especial importancia en áreas que habían quedado completamente recubiertas por las avalanchas de materiales volcánicos, ya que estos materiales habían matado a las plantas que quedaron enterradas bajo ellos, o que se vieron afectadas por las corrientes de lava. Muchos pequeños animales también sobrevivieron, ya fuera debajo de tierra o en lagos y arroyos, mientras que muchos vertebrados también regresaron al poco tiempo a la zona devastada. Las fases eruptivas del Monte Santa Helena habían estado separadas por períodos de tan sólo 100 a 500 años a lo largo de los últimos 35 siglos, y por consiguiente, tanto los efectos de la erupción como la posterior recuperación que los científicos han podido observar a principios de la década de los 80, constituyen fenómenos naturales típicos que han afectado periódicamente a los sistemas vivos en áreas de actividad volcánica.

Aunque el Monte Santa Helena ha proporcionado un ejemplo reciente y extraordinariamente dramático del proceso, la sucesión es un fenómeno típico de todas las comunidades y tiene lugar en cualquier región del mundo. Es uno de los factores que explican el grado de diversidad de la vida que se encuentra en la Tierra.

RESUMEN

El ecosistema representa el nivel más alto de complejidad e integración biológica: es un sistema que se automantiene a partir de la energía procedente del sol, y en el cual existe un reciclaje regulado de los materiales esenciales. Dentro de los ecosistemas, las comunidades de organismos interactúan con el medio físico.

ejemplos son los hongos, el crecimiento de bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos de las raíces de leguminosas, las asociaciones micorrícicas entre hongos y las raíces de plantas superiores, y las estrechas relaciones que se establecen entre algunas plantas fanerógamas y sus polinizadores.

La mayoría de las plantas que crecen juntas presentan interacciones de competencia. Uno de los más importantes tipos de interacción es la competencia por la luz. A lo largo de la evolución, las plantas también han desarrollado defensas químicas que limitan el éxito de otras plantas vecinas, y estas relaciones alelopáticas son de gran importancia en la determinación de la futura estructura de las comunidades.

Los herbívoros controlan el potencial reproductivo de las plantas destruyendo sus superficies fotosintéticas, sus órganos de almacenamiento de reservas o sus estructuras reproductivas. Las plantas contrarrestan estos ataques mediante espinas, hojas coriáceas, o, de forma más importante, gracias a defensas químicas. Cuando un insecto logra imponerse a las defensas químicas de una planta no sólo pasa a disponer de una fuente nueva y prácticamente inagotable de recursos alimenticios, sino que también puede utilizar las sustancias tóxicas producidas por la planta para obtener un cierto grado de protección contra sus propios depredadores. Las relaciones de polinización son un caso especial de interacción planta-herbívoro, en el cual se hace mayor énfasis en la atracción que no en la repulsión. Algunas interacciones planta-herbívoro implican un alto grado de mutualismo; la interacción obligada entre las acacias de espinas huecas y sus hormigas asociadas en el este de México es un ejemplo de ello.

Un ecosistema consta de elementos inanimados y de dos tipos diferentes de seres vivos: los organismos autótrofos y los heterótrofos. Entre los organismos heterótrofos se encuentran los consumidores primarios, o herbívoros; los consumidores secundarios o carnívoros y los parásitos; y finalmente los descomponedores. Los organismos pertenecientes a estos niveles constituyen las cadenas o redes tróficas.

La energía fluye a través de los ecosistemas, a partir del aproximadamente 0,1 al 1 por ciento de la energía solar incidente, que es convertida en energía química por las plantas verdes. Cuando éstas son consumidas, del 2 al 10 por ciento de su energía potencial es almacenada en el siguiente nivel trófico; un grado similar de eficiencia caracteriza las sucesivas transferencias de energía que tienen lugar en la cadena trófica. Las cantidades de energía que quedan después de varias transferencias son tan pequeñas que las cadenas tróficas raramente tienen más de tres o cuatro niveles de longitud.

El proceso de la sucesión tiene lugar cuando una área es denudada por medios artificiales o naturales, o cuando se crea una nueva área, como por ejemplo un campo de lava, paredes rocosas expuestas, o islas de arena o grava en las proximidades de un río. A lo largo de la sucesión, los tipos de plantas y animales de la zona van cambiando continuamente, de forma que algunos de ellos sólo son característicos de las fases iniciales de la sucesión, mientras que otros sólo lo son de las etapas más avanzadas. El total de materia orgánica que se incorpora a los organismos aumenta a lo largo de la sucesión. La diversidad de especies del ecosistema se incrementa en gran medida, y las relaciones entre las especies se vuelven cada vez más complejas. La producción alcanza un máximo en las primeras etapas, mientras que la respiración aumenta rápidamente en las etapas avanzadas de la sucesión. Finalmente, la sucesión acaba dando lugar a la formación de una comunidad climax, la cual se mantiene a sí misma a menos que se produzcan cambios ambientales de gran magnitud.

Los biomas

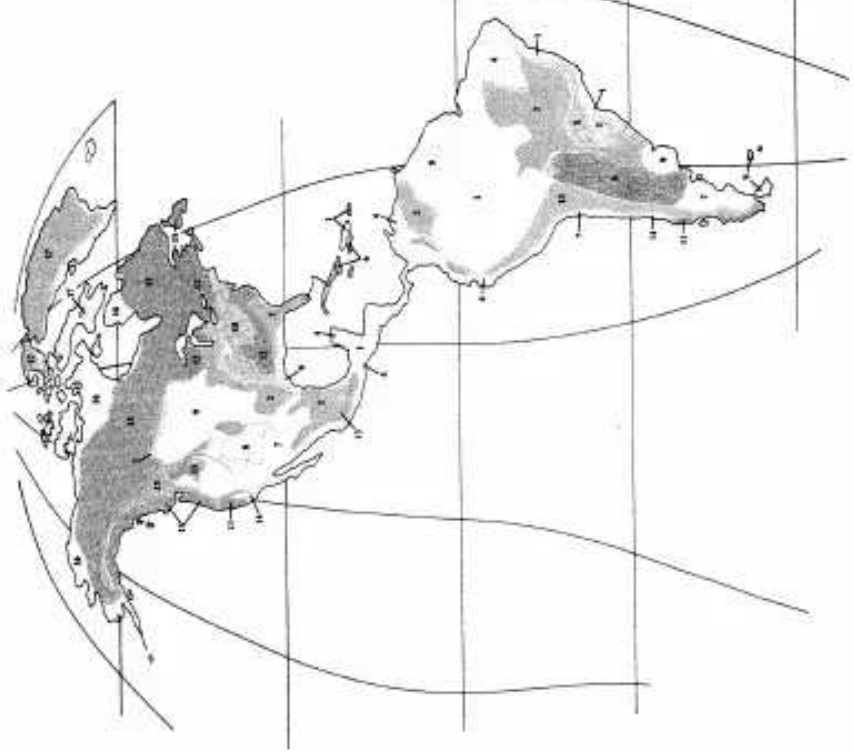
Un bioma es un conjunto de ecosistemas terrestres determinados por el clima y definidos por una vegetación característica. Entre los diferentes ecosistemas del conjunto se establece un intercambio de agua, nutrientes, atmósfera y componentes biológicos, incluidas las poblaciones humanas. Un mismo bioma suele ocupar grandes extensiones de superficie terrestre y estar presente en más de un continente. Los biomas se pueden clasificar de diferentes maneras. Se ha procurado que las categorías discutidas en el presente libro proporcionan una visión general de la vegetación del mundo.

La distribución de los biomas (Figura 32-1) viene determinada por tres tipos de factores físicos: (1) pautas generales de circulación atmosférica, especialmente las direcciones predominantes de las masas de aire cargadas de humedad; (2) distribución del calentamiento solar y de la estacionalidad presente en las diferentes regiones; y (3) factores geológicos como la disposición de las montañas y su altura y orientación. Todos estos factores interactúan para producir los distintos patrones de vegetación que se encuentran sobre la superficie de la tierra.

LA VIDA SOBRE LA TIERRA

Las plantas terrestres se enfrentan a una gran variedad de problemas. En la mayor parte de las regiones, se hallan sometidas a sequías periódicas y a cambios bruscos de temperatura diarios y estacionales. Deben sobrevivir durante estaciones que son desfavorables para su crecimiento, con frecuencia tienen que crecer sobre sustratos con una composición mineral deficiente, y se hallan sujetas a la acción de la gravedad (que afecta a las plantas terrestres mucho más de lo que afecta a las plantas acuáticas). Sin embargo, vivir sobre la tierra tiene algunas ventajas: excepto a gran altitud, el oxígeno está distribuido de una forma más homogénea en el aire que en el agua, y el dióxido de carbono está también más disponible.

Las masas de tierra firme son discontinuas y esta separación tiene un efecto importante en la distribución de los organismos. Además, existen considerables diferencias en la precipitación, sustrato, clima y otros



32-1
Distribución de los biomas en el mundo. En la leyenda se indican los biomas que se han reconocido. Este mapa ha sido especialmente preparado para este libro por A.W. Kuchler de la Universidad de Kansas. Debido al ámbito global del mapa, su escala es relativamente pequeña y el contenido tiene un carácter general. Por este motivo, los diversos biomas que se muestran no son siempre absolutamente uniformes; todos ellos presentan importantes diferencias en la vegetación. Los límites entre biomas pueden ser claros, pero con más frecuencia son difusos, y en general están constituidos por amplias zonas de transición entre uno y otro tipo.

factores presentes en los distintos lugares de la tierra firme. Estas diferencias implican que la distribución de cualquier tipo de organismo terrestre probablemente será mucho más limitada que la de un organismo marí-

superficies continentales en el norte. La temperatura media anual en el ecuador es de 26,3 °C; la de 40° de latitud norte es de 14 °C; y la de 40° de latitud sur es de 12,4 °C. De la misma manera que al trasladarnos

ción del día como en las temperaturas, mientras que la variación es relativamente pequeña cerca del ecuador (Figura 32-4). Aquellos organismos "árticos" que llegan hasta las montañas del ecuador deben realizar ajustes fisiológicos que tengan en cuenta las diferencias

las nubes, la vertiente más seca de una montaña del hemisferio norte suele ser aquella que está orientada al sudoeste. (¿Qué vertiente cabe esperar que sea la más seca en una montaña del hemisferio sur?) Por la misma

no de tamaño y motilidad similares (Figura 32-2).

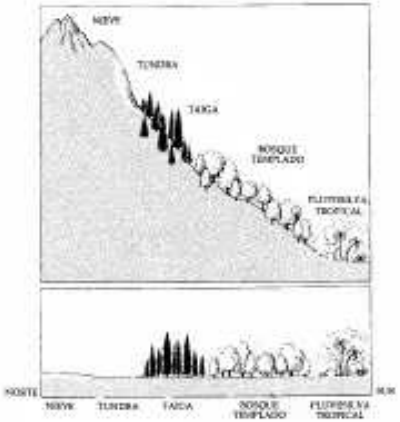
Modificaciones climáticas locales

Las plantas y las comunidades vegetales varían tanto como la tierra misma. Por ejemplo, la temperatura atmosférica media disminuye al aumentar la latitud. En términos de medias anuales, las temperaturas atmosféricas más altas no se encuentran en el ecuador, sino a 10° de latitud norte; únicamente durante el mes de enero el ecuador es la franja de latitud con mayor temperatura. En julio, el paralelo más cálido es el de 20° de latitud norte. El hemisferio norte en su conjunto tiene una temperatura media anual más elevada que la del hemisferio sur, debido a la existencia de mayores

32-2
Este helecho, Asplenium viride, crece en grietas de rocas de la Sierra Buttes, en el condado de Sierra, situado en el norte de California. Este helecho vive en hábitats similares de todo el hemisferio boreal, a lo largo de toda Norteamérica y Eurasia, pero en Norteamérica las localidades más próximas a la de Sierra Buttes se hallan en el centro de Washington y en el nordeste de Nevada, ambas a casi 1.000 kilómetros de distancia. A lo largo de todo su ámbito de distribución, Asplenium viride vive en paredes rocosas de localidades dispersas, colonizando nuevos lugares mediante las esporas dispersadas por el viento. Sin embargo, Sierra Buttes está lejos del límite del área de distribución continua de este helecho, y su aparición aquí proporciona un excelente ejemplo de disyunción y de la naturaleza dispersa de las áreas de distribución de las plantas y animales en general.

hacia el norte o el sur desde el ecuador encontramos temperaturas más bajas, al ascender en altitud esta misma tendencia se repite. En general, el cambio en las temperaturas atmosféricas medias producido por un aumento de un grado de latitud se corresponde con el cambio experimentado con un aumento de aproximadamente 100 metros de altitud. Esta relación tiene consecuencias importantes en la distribución de los organismos terrestres. Por ejemplo, existen plantas y animales característicos de las regiones árticas que pueden incluso llegar a encontrarse en el ecuador a grandes altitudes, sobre todo en cordilleras montañosas orientadas de norte a sur (Figura 32-3).

Sin embargo, existen importantes diferencias entre los hábitat de latitudes altas y los de altitudes elevadas. En las montañas, el aire es más claro y la radiación solar más intensa. La mayor parte del vapor de agua de la atmósfera –que juega un papel primordial evitando la pérdida de calor de la tierra mediante radiación nocturna– se encuentra por debajo de los 2.000 metros. En consecuencia, las noches en las montañas son mucho más frías que las noches en alturas inferiores de la misma latitud. Además, en las regiones polares, existe una pronunciada variación estacional tanto en la dura-



32-3
Se puede apreciar una secuencia similar de comunidades vegetales si viajamos hacia el norte varios cientos de kilómetros o si ascendemos una montaña alta. Esta relación entre la altitud y la latitud fue reconocida por primera vez por Alexander von Humboldt.

ALEXANDER VON HUNMBOLDT

ciones que tengan en cuenta las diferencias entre los ambientes de latitudes altas (árticos) y los de altitudes elevadas (alpinos).

Existen importantes variaciones de temperatura entre las distintas vertientes de un misma montaña. Por ejemplo, durante el invierno, en las latitudes medias del hemisferio norte, normalmente las vertientes sur y oeste de las montañas son más secas que las vertientes norte y este, debido a que las vertientes septentrionales no reciben luz directa del sol y las orientadas al este reciben la luz del sol por las mañanas, cuando la temperatura es más fría. Además, durante el verano, el sol de la tarde da más calor que el de la mañana debido a la disminución del vapor de agua presente en la atmósfera. Debido a la interacción entre la radiación solar y

32-4
En las altas montañas de los trópicos, la temperatura no cambia apreciablemente con la estación del año, aunque pueden haber heladas cualquier noche del año. Estas condiciones tan particulares han originado la evolución de plantas con formas de crecimiento robustas, como las de los frailejones (Espeletia grandiflora, de la familia de las Asteraceae) en Colombia. En estas plantas el meristemo apical está protegido de las heladas mediante la espesa envoltura de las hojas, la consistencia carnosa y resistente de toda la planta y por una cubierta de pelos plateados reflectantes. Estas adaptaciones son especialmente importantes para las intensas radiaciones ultravioletas que se reciben en las altas montañas tropicales una forma de radiación que es especialmente dañina para las proteínas y los ácidos nucleicos de las hojas.

razón, los musgos y los líquenes con frecuencia crecen, o están más desarrollados, en el lado orientado al nordeste de los árboles en el hemisferio norte, lo que ha originado el dicho popular acerca del modo de orientarse en los bosques. Sin embargo, esta pauta sólo es válida en situaciones suficientemente bien iluminadas.

Como resultado de las complejas interacciones que se dan entre las condiciones locales tan variables, la distribución de los biomas no es la que cabría esperar si la tierra fuera una esfera perfecta. Además, hay que tener en cuenta los grandes cambios en la vegetación que han ocurrido en el pasado, y que han afectado profundamente el tipo de vegetación que vemos actualmente. En las siguientes páginas se expondrán algunos ejemplos de cómo el clima, la topografía y el tipo de suelo interaccionan y determinan de esta forma la distribución de los biomas. Trataremos los 17 biomas que se muestran en el mapa (ver Figura 32-1) agrupándolos en las siguientes categorías: pluviisilvas; sabanas y bosque tropicales caducifolios (incluyendo sabanas, bosques mixtos subtropicales, bosques monzónicos, bosques mixtos tropicales y bosques y matorrales sureños); desiertos (incluyendo desiertos y semidesiertos, así como sabanas de enebros); praderas; bosques templados caducifolios; bosques templados mixtos con caducifolios y coníferas (incluyendo bosques mixtos de la costa oeste de Norteamérica, bosques mixtos templados, bosques de montaña y tundra alpina); matorral mediterráneo; taiga; y tundra ártica (incluyendo la tundra ártica y el desierto de hielo).

PLUVIISILVAS

En las pluviisilvas tropicales, dominadas por árboles siempre verdes de hoja ancha, viven más especies de plantas y animales que en el conjunto de los restantes biomas del mundo. Ni el agua ni la temperatura constituyen factores limitantes en ningún momento del año. Aunque hay muchas especies, se encuentran pocos individuos de cada una de ellas; una especie de árbol puede tener un único representante en una hectárea. No sólo el número de organismos diferentes es enorme, sino que sus relaciones son más complejas que las de las plantas y animales de los demás biomas (Figura 32-5).

En estas selvas tropicales muy poca luz es capaz de penetrar hasta el suelo. La lluvia alcanza normalmente valores entre los 200 y los 400 centímetros anuales. Existe poca acumulación de materia orgánica; los descomponedores actúan rápidamente sobre las hojas y tallos de las plantas, así como sobre los cuerpos de los animales que caen desde el estrato arbóreo. Los nutrientes liberados son absorbidos de inmediato por las raíces micorrícicas, o bien son lixiviados del suelo por efecto de la lluvia. Aunque pueden haber variaciones importantes en la precipitación recibida en los distintos

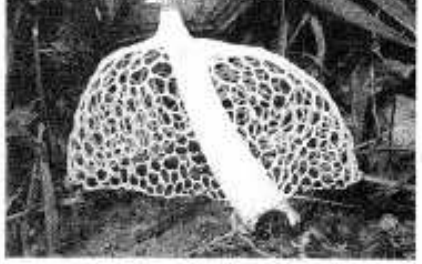
Alexander von Humboldt (1769-1859) ha sido quizá el mayor científico viajero que nunca ha existido. Nativo de Alemania, Humboldt viajó por el interior de América Latina desde 1799 a 1804 y ascendió a algunas de las montañas más altas del continente. Explorando la región situada entre el ecuador y el sur de México, Humboldt fue el primero en reconocer la increíble diversidad de la vida tropical y, por tanto, fue el primero en darse cuenta del enorme número de especies de animales y plantas que viven sobre la Tierra.

En sus viajes, Alexander von Humboldt quedó impresionado por el hecho de que las plantas tendían a encontrarse en agrupaciones constantes, o comunidades, y que allí donde las condiciones eran similares –clima, suelo o interacciones biológicas– estas agrupaciones reaparecían. También descubrió otro importante principio ecológico –la relación entre altitud y latitud. Encontró que ascender una montaña en los trópicos equivale a viajar en dirección al norte (o al sur) desde el ecuador. Humboldt ilustró este hecho por medio de su conocido diagrama de los pisos de vegetación del Monte Chimborazo en el Ecuador, el cual subió. En esta ascensión subió a la mayor altitud alcanzada por ningún ser humano hasta entonces.

A su regreso de Latinoamérica en 1804, Humboldt visitó los Estados Unidos durante ocho semanas. Pasó tres de estas semanas como invitado de Thomas Jefferson en Monticello, conversando sobre muchos temas de mutuo interés. Se cree que el entusiasmo de Humboldt por aprender nuevas cosas de las tierras recientemente descubiertas animó a los grandes planes de Jefferson para la exploración del oeste de los Estados Unidos. Por este motivo, no es extraño que Humboldt haya dado nombre a numerosos condados, cordilleras y ríos del oeste de Norteamérica. Después de volver a Berlín, Humboldt vivió más de medio siglo, muriendo a los noventa años de edad. Fue uno de los mayores escritores y científicos de su época.

(a)

(b)



(c)

(d)

(e)

(f)

(g)

32-5
Pluviselva tropical. (a) *La diversidad de los árboles en el bosque, que puede llegar a alcanzar varios cientos de especies por hectárea, se revela cuando los individuos de una especie, como el guayacán* (Tabebuia chrysantha) *florecen, como muestra la fotografía tomada en Panamá.* (b) *Un árbol con contrafuertes en un bosque situado a baja altitud en Tailandia.* (c) *Hongo hediendo* (Dictyophora duplicata). (d) *Denso recubrimiento de epífitos sobre un árbol en Colombia.* (e) *Una orquídea creciendo sobre el tronco de un mango en Ecuador.* (f) *Las lianas, como esta pasionaria* (Passiflora coccinea) *de flores rojas polinizadas por colibríes, son abundantes en la pluviselva tropical* (g).

meses, no llega a existir nunca una estación seca pronunciada.

En general, las plantas de las selvas tropicales no han desarrollado a lo largo de la evolución mecanismos que les permitan sobrevivir en estaciones desfavorables de sequía o frío. Casi todas las plantas son leñosas, y así, por ejemplo, las lianas leñosas son abundantes. Existe una amplia flora de plantas *epífitas*, las cuales crecen sobre las ramas de otras plantas en las zonas iluminadas muy por encima de la superficie del suelo. Los epífitos, que no están en contacto directo con el suelo de la selva, obtienen el agua de la humedad del aire, así como directamente de la lluvia, mientras que las sustancias minerales las consiguen del polvo y de las superficies de las plantas sobre las que crecen. Junto

POLINIZACIÓN DE PLANTAS TROPICALES POR ROEDORES

altura. Además, las especies de árboles presentan una gran diversidad: raramente hay menos de 40 especies por hectárea. Esto contrasta en gran medida con lo que encontramos en los bosques de la zona templada, donde raramente hay más de unas pocas especies por

existe selva tropical en el sur de México, en Puerto Rico y en la vertiente norte de la isla de Haití, en las Indias Occidentales (Figura 32-6). Los bosques lluviosos templados, dominados por árboles perennifolios de hoja ancha similares a los tropicales

trientes liberados por la descomposición de las hojas caídas y de las ramas y los devuelven a los vegetales vivos. Por debajo de esta delgada capa de la superficie del suelo, la cual se destruye fácilmente en el proceso

Continuamente se descubren en los trópicos nuevas y complejas interrelaciones entre plantas y animales. Por ejemplo, en 1979, Cecile Lumer del New York Botanical Garden descubrió el primer caso conocido de polinización de flores por roedores en el Nuevo Mundo. En la fotografía nocturna que mostramos a continuación se puede ver a un ratón del arroz (*Oryzomus devinis*) bebiendo el néctar de una flor de la planta epífita *Bladon cloranthe* que vive en el bosque nebuloso de Costa Rica. Las flores de esta planta presentan diversas características que pueden ser relacionadas con la atracción de mamíferos no voladores –por ejemplo, la existencia de inconspicuas flores verdes que se abren por la noche, así como de ocultas fuentes de abundante néctar rico en sacarosa. Cuando los roedores presionan la flor e introducen su lengua para probar el néctar, el polen es lanzado de forma súbita desde las anteras, espolvoreando la cara del roedor. De esta forma el polen es transferido al estigma de la próxima flor visitada. La polinización de flores por mamíferos diferentes de los murciélagos también ha sido descubierta recientemente en marsupiales de Australia y de Sudamérica, así como en lemures de Madagascar, monos de Sudamérica y roedores de Hawaii y Sudáfrica. En todos los casos, las flores producen grandes cantidades de néctar.

con los epífitos y las lianas trepadoras, muchos tipos de animales habitan las copas de los árboles; ésta es la zona del bosque tropical en la cual la vida animal es más abundante y diversa.

Debido a la poca luz que llega al suelo de la pluviisilva, muy pocas especies de plantas herbáceas pueden vivir allí, y aquéllas que lo hacen se encuentran principalmente en los claros del bosque. Muchas plantas de las pluviisilvas son árboles; generalmente son de mayor tamaño que los que crecen en los bosques templados, alcanzando con frecuencia los 40 o 60 metros de hectáreas. Sin embargo, los árboles de las selvas tropicales son notablemente similares en apariencia. En general, sólo se ramifican cerca de la copa. Debido a que sus raíces suelen ser superficiales, con frecuencia presentan unos refuerzos o raíces tabulares en la base de los troncos que les proporcionan una base de fijación amplia y firme. Sus hojas son de tamaño medio, coriáceas, y de color verde oscuro; su corteza es delgada y lisa; y sus flores son normalmente poco conspicuas y de colores verdes o blanquecinos. En estos bosques con frecuencia se forman varios estratos de follaje, los inferiores están formados por las plántulas de las especies más altas, junto con las relativamente poco numerosas especies de menor tamaño.

Existen tres importantes áreas del mundo en las que la pluviisilva se encuentra bien desarrollada. La mayor de ellas es la Cuenca Amazónica sudamericana, la cual se prolonga por algunas regiones costeras del Brasil, Centroamérica y este de Méjico, así como por algunas islas de las Indias Occidentales. En África, existe una amplia zona en la cuenca del río Zaire que se prolonga por la costa occidental de Liberia. La tercera zona de pluviisilva se extiende desde Sri Lanka y el este de la India hasta Tailandia, Filipinas, las grandes islas de Malasia y una estrecha franja de la costa nororiental de Australia (ver Figura 32-1). En Norteamérica sólo

32-6
Pluviisilva tropical en Norteamérica. Este bosque también ocupa parte de la isla de La Española y de Puerto Rico en las Antillas.

ancha similares a los de los trópicos aparecen a lo largo de la costa este de Australia, en Tasmania y en algunas zonas de Nueva Zelanda, tal y como se aprecia en la Figura 32-1.

En la actualidad la pluviisilva tropical constituye aproximadamente la mitad de las áreas forestales del planeta, pero se encuentra en fase de destrucción debido a la acción humana. El rápido crecimiento de las poblaciones humanas que viven en los trópicos, junto con las formas tradicionales de tenencia de la tierra han hecho que las prácticas habituales de la agricultura tropical –tala del bosque, seguida por cultivo durante un periodo corto de tiempo– sean inmensamente destructivas cuando se realizan a gran escala. Muchos tipos de plantas, animales y microorganismos se extinguirán como resultado de esta destrucción del bosque, tal y como se discutió en el Capítulo 30.

Una de las razones que explica la rapidez con la que el bosque tropical se desintegra bajo la presión humana radica en la naturaleza de los suelos tropicales. Muchos de estos suelos se hallan condicionados por unas temperaturas altas y constantes y por unas lluvias abundantes y son relativamente poco fértiles. Más de la mitad de los suelos de los trópicos son ácidos y deficientes en calcio, fósforo, potasio, magnesio y otros nutrientes. Además, el fósforo de dichos suelos tiende a combinarse con el hierro o el aluminio para formar compuestos insolubles que no son asimilables por las plantas y que contiene con frecuencia niveles tóxicos de iones aluminio. Las raíces de las plantas tienden a extenderse en una capa fina, con apenas unos pocos centímetros de espesor, y rápidamente captan los nutrientes disponibles en abundancia al cabo de poco tiempo después de las talas, y de que las cosechas puedan ser buenas durante dos o tres años. A pesar de estas circunstancias, los bosques tropicales de todo el mundo están siendo cortados y quemados a una velocidad cada vez mayor, principalmente para abrir campos que al cabo de unos pocos años se convierten en completamente improductivos para la agricultura. Se estima que a comienzos del próximo siglo, la mayor parte de los bosques tropicales habrán desaparecido, con la excepción de los que se hallan situados en la zona occidental de la Cuenca Amazónica y los del África Central.

SABANAS Y BOSQUES CADUCIFOLIOS TROPICALES

Las sabanas están formadas por praderas que presentan de forma dispersa algunos árboles caducifolios o perennifolios de hoja ancha, que pueden encontrarse, aislados o en grupos. Algunas sabanas están dominadas por árboles, que con frecuencia forman poblaciones densas, y otras están dominadas por arbustos; ocupan las regiones situadas entre la pluviisilva perennifolia tropical y el desierto (Figura 32-7). Los árboles de la sabana son generalmente de hoja caduca, perdiendo

32-7
Una sabana en Kenia, con cebras, una jirafa y un impala. La naturaleza de transición de este bioma entre la pluviisilva tropical y el desierto se hace evidente en las gramíneas, los arbustos y los árboles bajos que se aprecian en la fotografía. Los árboles del fondo son acacias.

des relacionadas –bosques mixtos tropicales y subtropicales, matorrales y monte bajo (ver Figura 32-1).

La existencia de sabanas y de bosques monzónicos en África (Figura 32-7) y en otras regiones

32-8
Distribución de las sabanas en Norteamérica.

32-9
Distribución de los bosques mixtos subtropicales en Norteamérica.

sus hojas en la estación seca. Las sabanas cubren amplias zonas de África Oriental (ver Figura 32-1), pero también se encuentran en las márgenes de las selvas situadas en otras regiones, allí donde las precipitaciones son estacionales y limitantes. También se encuentran sabanas en la región situada entre las praderas y los bosques templados caducifolios y entre las praderas y la taiga de Norteamérica, así como en una gran parte del este de Méjico, Cuba y el extremo sur de Florida (Figura 32-8).

Las sabanas suelen recibir mucha menos precipitación anual que las selvas tropicales –con frecuencia entre 90 y 150 centímetros al año. También tienen una mayor variación en las temperaturas medias mensuales, de acuerdo con las estaciones secas y el tipo de vegetación disperso que presentan. El bosque espinoso (cerrado) que cubre amplias áreas del Brasil pertenece al bioma de la sabana. Las sabanas y los bosques tropicales con caída de hoja estacional, así como las comunidades de plantas subtropicales presentan una gradación hasta llegar a la pluviisilva, conforme las precipitaciones aumentan y las diferencias estacionales se van igualando; a su vez, fragmentos de selva tropical (llamados bosques galería) se extienden por el territorio de las sabanas siguiendo el curso de los ríos. En el polo opuesto, las sabanas y las comunidades vegetales relacionadas con ellas dan paso gradualmente a los desiertos.

En las sabanas, debido a la distribución dispersa de los árboles, el suelo generalmente está bien iluminado y las hierbas perennes (principalmente gramíneas) son frecuentes. Las plantas bulbosas, que son capaces de sobrevivir a incendios periódicos, también son abundantes. Debido a la densa cobertura de hierbas perennes, la cual a su vez es posible gracias a las abundantes lluvias estacionales, existen muy pocas plantas herbáceas de ciclo anual. Los epífitos también son raros.

Los árboles de la sabana suelen tener gruesas cortezas. Se trata de árboles bien ramificados, pero raramente alcanzan más de 15 metros de altura. Casi todos ellos son de hoja caduca; pierden sus hojas al comienzo de la estación seca y florecen cuando están sin hojas. Sus hojas son generalmente más pequeñas que las de los árboles perennes de la pluviisilva, y en consecuencia pierden menos agua por transpiración.

En el Sudeste de Asia existen extensas áreas de bosque monzónico (ver Figura 32-1), un tipo de bosque que recuerda la sabana por tener una estación seca. Sin embargo, en el bosque monzónico, los árboles son mucho más densos que en la sabana y las hojas de los árboles y arbustos son sobre todo anchas y caducas. Los bosques monzónicos son un tipo de bosque caducifolio estacional especialmente extendido, pero también existen otros bosques de este tipo en diferentes regiones tropicales. También se encuentran bosques de tipo monzónico en el norte de la península del Yucatán, en Méjico, y en el este del Brasil (ver Figura 32-1). En las áreas donde aparece este tipo de bosque, las precipitaciones son altas durante una parte del año, durante la cual los vientos monzónicos cargados de humedad soplan desde el océano, pero también hay una clara estación seca durante la cual los árboles pierden sus hojas.

En áreas tropicales y subtropicales en las que existe una clara estación seca, pueden aparecer otros tipos de bosques completa o parcialmente caducifolios. La mayor parte de Florida y grandes áreas que se extienden por todo el sudeste de los Estados Unidos están cubiertas por bosques mixtos subtropicales (Figura 32-9). En estos bosques, los pinos (Figura 32-10) y otros árboles perennifolios se hallan mezclados con árboles de hoja caduca; las precipitaciones tienen lugar principalmente en el verano. Los bosques mixtos tropicales, en los cuales los árboles y arbustos perennifolios están mejor representados que en los bosques mixtos subtropicales aparecen localmente en el este y en sur del Brasil, así como en el norte de Australia (ver Figura 32-1). En Argentina también se encuentran algunas comunidades (Figura 32-7) y en otras regiones depende en gran medida de incendios periódicos. El invierno es largo y caluroso, y los habitantes con frecuencia incendian la llanura para favorecer el crecimiento de hierbas tiernas que alimentarán a los animales que luego cazarán o a los rebaños de animales domésticos.

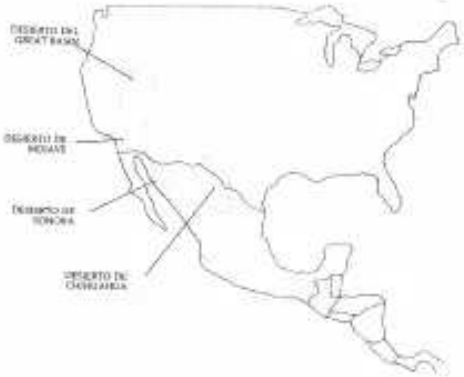
32-10
Pinus elliottii es uno de los árboles perennifolios ampliamente distribuidos en los bosques mixtos subtropicales del sudeste de los Estados Unidos.

DESIERTOS

Todos los grandes desiertos del mundo se hallan situados en las zonas de altas presiones atmosféricas que bordean los trópicos a 30° latitud norte y a 30° latitud sur, y se extienden hacia los polos en el interior de los grandes continentes (ver Figura 32-1). Muchos desiertos se caracterizan por recibir menos de 20 centímetros de precipitación al año. En el desierto de Atacama, situado en la región costera del Perú y del norte de Chile, el promedio de lluvia es inferior a los 2 centímetros anuales. Existen grandes desiertos en el norte de África y en las regiones meridionales del continente africano, donde el desierto de Namibia está habitado por algunos de los más extraordinarios organismos, como *Welwitschia* (ver Figura 18-33 en la página 353). Existen otros desiertos en Cercano Oriente, en el oeste de Norteamérica, en el oeste de Sudamérica y en Australia. El Sahara, que se extiende desde la costa atlántica de África hasta Arabia, es el mayor desierto del mundo. El desierto de Australia, que cubre aproximadamente el 44 por ciento de la superficie del continente, es el siguiente en extensión. En Norteamérica, el desierto ocupa menos del 5 por ciento del territorio (Figura 32-11).

Muchas regiones desérticas se caracterizan por tener temperaturas muy altas; en el verano, son frecuentes las temperaturas superiores a los 36 °C. Otros desiertos, en promedio, son más fríos; en el desierto del Great Basin, en el oeste de Norteamérica, situado entre el sistema montañoso de Sierra Nevada-Sierra de las Cascadas y las Montañas Rocosas, tan sólo hay unas pocas estaciones de temperatura cálida cada año. Sin

32-11
Desiertos de Norteamérica. El desierto de Sonora se extiende desde el sur de California hasta el oeste de Arizona y por el sur hasta Méjico. En las figuras de la 32-12a a la c, se muestran algunas de sus plantas características. El desierto de Mojave se halla al norte del desierto de Sonora; una de sus plantas características es el árbol de Josué (Yucca brevifolia; Figura 32-12d). En el desierto de Mojave se encuentra el Valle de la Muerte, el lugar de menor altitud de todo el continente (90 metros por debajo del nivel del mar). El Valle de la Muerte está sólo a 130 kilómetros del Mount Whitney, el cual, con una altitud de más de 4.000 metros constituye el punto más alto de los Estados Unidos continentales, excluyendo Alaska. El desierto de Mojave se entremezcla con el desierto del Great Basin, un desierto frío que está limitado al oeste por la Sierra Nevada y al este por las Montañas Rocosas. Las grandes extensiones del Great Basin están dominadas por Artemisia tridentata; *Figura 32-12e y por especies del género* Chrysothamnus. *Al este del desierto de Sonora se encuentra el desierto de Chichuahua.*

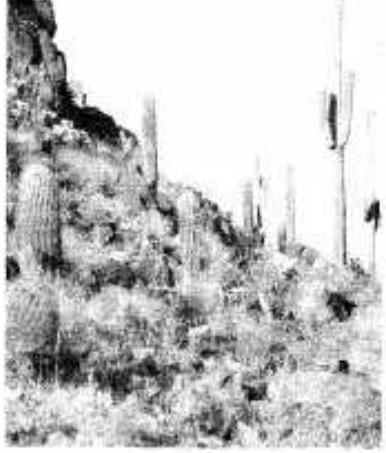


pocas semanas de temperaturas cálidas cada año. Sin embargo, en general, el vapor de agua existente en el aire del desierto, aunque puede ser relativamente abundante, no llega a condensarse debido a las altas temperaturas existentes. Debido a que la cobertura de la vegetación suele ser muy baja, durante la noche, el calor es rápidamente irradiado desde el suelo, creándose grandes diferencias de temperatura a lo largo de un simple período de 24 horas.

La distribución anual de las lluvias en las regiones desérticas normalmente se corresponde con la de las regiones limítrofes. En los límites ecuatoriales llueve en verano, mientras que en los límites que dan hacia los polos llueve en invierno. Entre los dos, como sucede en las tierras bajas de Arizona, pueden haber dos máximos anuales de precipitación. Como resultado, en dichas áreas, generalmente existen dos períodos de crecimiento activo de las plantas –uno en invierno y otro en verano– y existen diferentes plantas activas en cada uno de los períodos. En general, los tipos de actividad de las plantas del desierto denotan sus respectivos orígenes; las especies vegetales que han emigrado a los desiertos desde áreas donde crecían activamente durante el invierno, continúan haciéndolo así en el desierto, mientras que las especies vegetales que han emigrado al desierto desde áreas en las que crecían en los períodos de lluvia estival, continúan creciendo activamente durante el verano en el desierto, siempre y cuando haya suficiente cantidad de lluvia en el verano como para hacerlo posible.

Las plantas anuales están mejor representadas, tanto en número como en diversidad, en los desiertos y en las regiones semiáridas que en ningún otro lugar del mundo. A causa del carácter imprevisible de la disponibilidad de agua, las hierbas perennes no tienen mucho éxito en los desiertos y semidesiertos, y por tanto, este tipo de plantas perennes, las cuales normalmente inhiben el crecimiento de las especies anuales, no presentan grandes coberturas. Gracias a su rápido crecimiento, las plantas anuales pueden brotar en áreas sin vegetación durante los limitados períodos de tiempo en los que existe agua disponible. Las semillas de estas plantas pueden sobrevivir en el suelo durante los largos períodos de sequía que en ocasiones pueden durar muchos años. En el momento en el que hay suficiente agua disponible para inducir su germinación y permitir su crecimiento hasta la floración, estas semillas son capaces de germinar rápidamente.

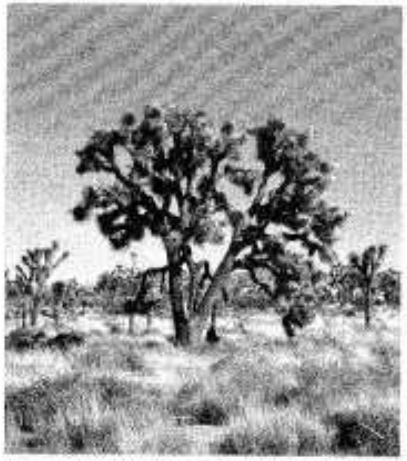
Las relativamente poco numerosas especies herbáceas perennes que viven en los desiertos son con frecuencia plantas bulbosas e inactivas durante la mayor parte del año. La mayoría de las plantas de mayor tamaño o bien son suculentas –como los cactus, las euforbias y otras plantas características de los desiertos (Figura 31-12)– o bien tienen hojas pequeñas coriáceas o caedizas durante las estaciones desfavorables (Figura 32-13). Normalmente, las hojas tienen cuticulas más gruesas y menos estomas que las plantas de regiones menos áridas. Muchas plantas del desierto presentan



(a)

(b)

(c)



(d)

(e)

32-12
Plantas del desierto. (a) *Comunidad de saguaro* (Carnegia gigantea) *y de cactus de barril* (Ferocactus) *en el desierto de Sonora, en el sur de Arizona.* (b) *Palmera Washingtonia* (Washingtonia filifera) *en el borde de una quebrada de Palm Canyon, en el desierto de Sonora, en el sur de California.* (c) *Desierto costero de Baja California, México, que recibe la mayor parte de la humedad de las nieblas, dominado por Fouquieria columnaris (anteriormente llamada Idria) y por ágaves* (Agave shawii). (d) *Árboles de josué* (Yucca brevifolia) *en el Joshua Tree National Monument en el desierto de Mojave, en el sur de California.*
(e) *Desierto del Great Basin, dominado por Artemisia tridentata, en el John Day Basin, en el este de Oregón.*

32-13
Una de las plantas más características de los desiertos norteamericanos de Mojave, Sonora y Chihuahua es el arbusto de creosote (Larrea divaricata). Este arbusto puede formar en el

suelen tener unos valores máximos a temperaturas más altas que las correspondientes a vegetales que viven en otras regiones. Por ejemplo, en *Tidestromia oblongifolia*, una hierba perenne del tipo C4, común en la región del Valle de la Muerte en California y Nevada, las tasas

PRADERAS

Con el calificativo de praderas se incluye una gran variedad de comunidades vegetales; algunas de ellas conectan con los sabanas, otras con los desiertos

desierto de Mojave clones elípticos o circulares, gracias a la producción de nuevas ramas en la periferia de la base de los tallos y a la segmentación y muerte de los fragmentos de tallos viejos, dando lugar a un anillo de arbustos satélites alrededor de una área central desnuda. En esta área se puede ir acumulando un pequeño montón de arena de hasta medio metro de altura, el cual puede funcionar como reservorio de agua, y contribuir a la supervivencia de los arbustos de creosote durante los períodos de sequía. Algunos clones pueden ser extraordinariamente viejos: se estima que The King Clone (El Rey de los Clones), mostrado en la figura, tiene casi 12.000 años de antigüedad. Estos clones tan antiguos, que están siendo investigados por Frank Vasek y sus colaboradores de la Universidad de California, Riverside, se iniciaron a partir de semillas que germinaron a finales de la última expansión glacial.

tallos verdes, ricos en clorofila, que pueden contribuir en gran medida a la función fotosintética de estas plantas; estas especies con frecuencia carecen de hojas, como por ejemplo las especies de cactus que se encuentran en los desiertos. Muchas de las plantas suculentas han adquirido una fotosíntesis del tipo CAM (ver página 111) y sólo absorben dióxido de carbono durante la noche, mientras que sus estomas permanecen cerrados durante el día. La fotosíntesis C4 es más común entre las plantas del desierto y de otros ambientes estacionalmente secos y cálidos que en ningún otro lugar (ver página 110).

Las tasas de fotosíntesis de las plantas del desierto

32-14
Sabana de Juniperus en Norteamérica.

(a)

(b)

32-15
(a) Sabana de Juniperus osteosperma en el Great Basin, cerca de Wellington, Utah. (b) Los inviernos fríos son característicos en las sabanas de pinos piñoneros y Juniperus y en los bosques bajos del Great Basin, como se ve en la fotografía tomada al sur de Moab, Utah.

fotosintéticas máximas se obtienen a valores de temperatura comprendidos entre 45 °C y 50 °C a plena luz solar durante el apogeo del verano. Además, las hojas de muchas plantas del desierto se orientan de tal manera que minimizan la absorción de calor, o bien se cubren de una densa capa de pelos que cumplen la misma función. Los árboles y arbustos que viven en los desiertos presentan sistemas radiculares ampliamente extendidos que les permiten absorber eficazmente el agua procedente de las lluvias periódicas, o bien quedan restringidos a los arroyos y ramblas (cursos de agua normalmente secos) donde se concentra la humedad (cuando ésta es disponible).

La sabanas de enebros, tan extendidas por todas las regiones interiores del oeste de los Estados Unidos (Figura 32-14 y 32-15) ocupan las áreas de los desiertos fríos, generalmente a mayor altitud. Durante los períodos lluviosos del Pleistoceno, en el momento de la máxima expansión de los glaciares, estas comunidades vegetales penetraron en las regiones bajas que en la actualidad corresponden en muchas ocasiones a desiertos. Los cambios en la vegetación presente en una región determinada pueden ser reconstruidos a partir de los restos de tallos secos y de hojas depositados en las madrigueras viejas de los roedores (*Neotoma*) que habitan estas regiones, puesto que estos materiales vegetales presentan un perfecto grado de conservación gracias a las condiciones extremadamente secas del aire del desierto.

32-16
Los suelos de las praderas estuvieron una vez tan fuertemente ligados a las raíces de las gramíneas que no pudieron ser cultivados hasta que no se desarrollaron sistemas de grado apropiados. Pero una vez se hubieron eliminado las plantas por sobrepastoreo o por cultivos inadecuados, los suelos de las praderas se deterioraron rápidamente y fueron erosionados por el viento. Esta fotografía muestra los campos erosionados, durante la época de las "tormentas" de polvo, de una granja y fue realizado en Oklahoma en 1937. En ella se aprecia claramente las condiciones que obligaron a emigrar a miles de personas lejos del centro de los Estados Unidos. La novela de John Steinbeck Las Uvas de la Ira *se basa en las experiencias de estos emigrantes.*

La sabana de enebros, tan extendidas por todas las regiones interiores del oeste de los Estados Unidos (Figura 32-14 y 32-15) ocupan las áreas de los desiertos fríos, generalmente a mayor altitud. Durante los períodos lluviosos del Pleistoceno, en el momento de la máxima expansión de los glaciares, estas comunidades vegetales penetraron en las regiones bajas que en la actualidad corresponden en muchas ocasiones a desiertos. Los cambios en la vegetación presente en una región determinada pueden ser reconstruidos a partir de los restos de tallos secos y de hojas depositados en las madrigueras viejas de los roedores (*Neotoma*) que habitan estas regiones, puesto que estos materiales vegetales presentan un perfecto grado de conservación gracias a las condiciones extremadamente secas del aire del desierto.

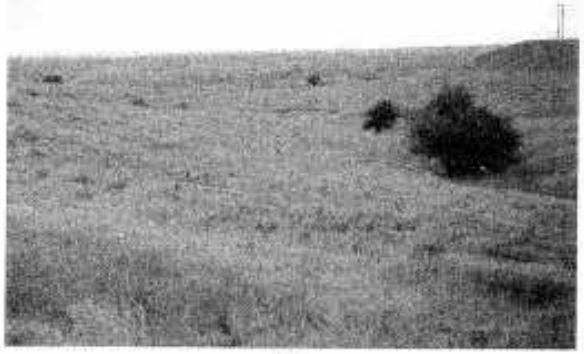
Las praderas cubren la zona que se extiende entre los desiertos y los bosques caducifolios templados, apareciendo allí donde las precipitaciones presentan unos valores intermedios entre los de ambos biomas. Cuando son alteradas, las praderas con frecuencia se transforman en bosques o en desiertos. La incapacidad de los hombres por reconocer la existencia de un delicado equilibrio ecológico en las praderas fue la causa principal de los desastrosos "torbellinos de polvo" que asolaron el centro de los Estados Unidos en la década de 1930 (Figura 32-16).

Desde antiguo, las praderas han sido intensamente explotadas por las actividades agrícolas, ya sea como pastos o, después de ser roturadas, como zonas de cultivos. Se han empleado muchos esfuerzos en aprender cómo transformar otros biomas en praderas, y una vez realizada esta transformación, en cómo mantenerlas en esta condición. Los suelos agrícolas más produc-

32-17
Distribución de las praderas de Norteamérica. Además de las principales áreas de praderas situadas en el centro del continente, existen

áreas dispersas de pradera en el Central Valley de California y a lo largo de la costa del Golfo de México al sudeste de Texas y Luisiana. Los suelos de todas estas áreas son fértiles, con una buena estructura y excelentes para mantener una agricultura sostenida.

32-18
(a) *Pradera alta en las Flint Hills en el este de Kansas. Esta hermosa zona ha sido propuesta como Parque Nacional representativo de las regiones de pradera.* (b) *Pradera en una colina cerca de Alton, Illinois, dominada por* Andropogon gerardi. (c) *Casi todas las ricas áreas de pradera se hallan en la actualidad cultivadas, como en la región que muestra la fotografía, en Illinois. En este campo se está cultivando soja* (Glycine max).



(a)

(b)

(c)

(a)

(b)

32-19
(a) *Pradera baja en el nordeste de Colorado, con un joven antílope* (Antilocapra americana). *Las manchas aisladas de vegetación corresponden a* Artemisia frígida. *Las praderas en buen estado de este tipo están dominadas por gramíneas de tipo C_3 de altura mediana.* (b) *Pradera baja sobrepastoreada en el nordeste de Colorado, dominada por gramíneas de tipo C_4 resistentes a la sequía.*

32-20
Coreopsis *dominando en un claro de un bosque caducifolio templado, en las proximidades de St. Louis, Missouri. En estos claros del bosque, los cuales suelen corresponder a áreas de suelos poco profundos, frecuentemente dominan especies de las praderas que viven formando poblaciones continuas más allá de los límites del bosque.*

tivos de la región templada se hallan en áreas que habían estado ocupadas por praderas altas.

Las praderas cubren grandes extensiones de las regiones interiores de los continentes (ver Figura 32-1). En Norteamérica existe una transición desde las praderas bajas del oeste (las Grandes Llanuras), más similares a los desiertos, hasta los bosques caducifolios templados del este, pasando por la región de las altas praderas, más húmedas y ricas (el Cinturón del Maíz) (Figura 32-17 y 32-18). Las praderas se van volviendo más secas conforme nos alejamos del océano Atlántico y del Golfo de Méjico, los cuales representan las principales fuentes de vientos cargados de humedad que recorren la mitad oriental del continente norteamericano. Más al norte, las praderas vuelven a ser más húmedas conforme disminuye la evaporación a temperaturas relativamente frías. La "típica" pradera baja crece en condiciones casi de sequía (Figura 32-19); en los años más húmedos las gramíneas altas (aunque no tanto como las de la pradera alta) tienden a predominar. En muchas áreas forestales del centro y del este de Norteamérica, especialmente donde la capa de suelo no es profunda, existen áreas abiertas o claros del bosque, que se hallan ocupados principalmente por plantas de las praderas (Figura 32-20).

Las macollas de gramíneas perennes y los céspedes son las formas dominantes en la pradera, aunque tam-

(a)

(b)

(c)

(d)

32-21
Los bosques caducifolios de la zona sur de los Apalaches se encuentran entre los bosques más ricos de las regiones templadas del mundo y contienen muchas especies diferentes de árboles maderero. (a) Bosque mixto con hayas (Tsuga canadiensis) en el oeste de Tenesse. (b) Un rincón del rico bosque caducifolio. (c) En el otoño, las hojas de los arces se tuelven de un hermoso color escarlata. (d) Entre las plantas herbáceas perennes que viven en estos bosques se encuentran varias especies de Trillium.

bién son frecuentes otras especies herbáceas perennes. Aunque el crecimiento de las plantas de las praderas es estacional, queda poco espacio para el desarrollo de especies herbáceas anuales, las cuales están prácticamente ausentes de este bioma. Ocasionalmente, algunas especies anuales oportunistas procedentes de otras áreas se pueden establecer en zonas alteradas, como por ejemplo en las proximidades de las madrigueras de los animales, cerca de edificios o a lo largo de las cunetas de las carreteras.

Todas las grandes praderas del mundo estuvieron alguna vez habitadas por rebaños de mamíferos herbívoros asociados a grandes depredadores. Estos rebaños estuvieron ampliamente distribuidos durante los periodos de máxima expansión de los glaciares, durante el Pleistoceno. En esta época estos animales fueron intensamente cazados por nuestros antepasados. Muchas especies de estos herbívoros, como el bisonte americano, han sido cazados desde entonces hasta el punto de ser llevadas al borde de la extinción. Actualmente sobreviven en algunos refugios, después de haber dejado paso a los rebaños de animales domésticos y a los campos cultivados.

32-22
Distribución de los bosques templados caducifolios en Norteamérica.

32-23
Las cuatro estaciones en un bosque templado caducifolio de Illinois. En estos bosques, los árboles producen sus hojas a principios de primavera y comienzan a sintetizar sustancias alimenticias; las hojas se pierden de nuevo en otoño y los árboles entran en una fase de latencia durante la cual pueden las condiciones desfavorables para el crecimiento que se dan en el invierno. Bajo estos árboles crecen una gran cantidad de plantas herbáceas (ver Figura 32-21d) y algunas de ellas florecen muy al comienzo de la primavera, antes de que las hojas de los árboles hayan alcanzado su pleno desarrollo y comiencen a ensombrecer el suelo del bosque. En la primavera, la mayoría de los árboles producen abundante polen, el cual es transportado por el viento de forma que puede llegar a las flores de otros árboles de la misma especie.

BOSQUES TEMPLADOS CADUCIFOLIOS

Los bosques templados caducifolios están casi por com-

de estas dos regiones se parecen a las del oeste de Norteamérica.

BOSQUES TEMPLADOS

pleto ausentes del hemisferio sur, pero sin embargo se encuentran en todas las masas continentales importantes del norte (ver Figura 32-1). Este tipo de bosques alcanza su máximo desarrollo en áreas con veranos cálidos e inviernos relativamente fríos (Figura 32-21 y 32-22). Las precipitaciones anuales oscilan generalmente entre los 75 y los 250 centímetros. El hábito caducifolio (de dejar caer las hojas) puede estar relacionado con la no disponibilidad de agua durante una gran parte del invierno, que es una consecuencia de que las temperaturas del suelo permanecen por debajo del punto de congelación. Estas condiciones retrasan el transporte de agua hacia las raíces. En las regiones más frías que están ocupadas por el bosque caducifolio templado, los suelos permanecen helados durante muchos meses.

La ecología del bosque caducifolio templado se diferencia de la de los bosques perennifolios en la naturaleza del ciclo anual de crecimiento (Figura 32-23). En invierno los árboles carecen de hojas y su actividad metabólica queda reducida en gran medida. En la primavera se produce una explosión de diferentes plantas herbáceas que crecen con profusión en el suelo del bosque el cual en ese momento se encuentra bien iluminado (Figura 32-21d). Antes de que aparezcan las hojas de los árboles, las cuales reducen extraordinariamente el total de luz que llega al suelo del bosque, la mayor parte de estas hierbas tempranas de primavera ya han producido sus semillas. Existen muy pocas plantas anuales en el bosque caducifolio, probablemente debido a que carecen de órganos de almacenamiento. Por el contrario, estos órganos permiten a las plantas perennes crecer rápidamente durante los períodos de tiempo relativamente cortos en los que la luz y la humedad son abundantes.

Los suelos existentes en las regiones ocupadas por el bosque caducifolio templado son normalmente ácidos, y en general su contenido en nutrientes es bajo. Por estas razones suelen empobrecerse rápidamente después de que el bosque es cortado, y se vuelven muy poco fértiles tras unos años de intensos cultivos. Los suelos de las praderas son mucho más fértiles y tienen unas características mucho más favorables para una agricultura sostenida.

Una de las características más sobresalientes del bosque caducifolio templado es que las plantas que se encuentran en cada una de las principales regiones del hemisferio norte son similares entre sí, y, por ejemplo, a menudo se trata de especies próximas correspondientes a un mismo género. Por el contrario, los desiertos de las distintas partes del mundo se hallan principalmente habitados por familias y géneros de plantas diferentes, los cuales han convergido en algunas de sus características morfológicas y fisiológicas (ver ensayo en la página 443). Las plantas del bosque caducifolio templado forman un grupo mucho más uniforme. Por ejemplo, las plantas herbáceas de los bosques del Japón se asemejan mucho a las del este de Norteamérica –de hecho, mucho más de lo que las plantas de cualquiera

32-24
Distribución de los bosques templados mixtos en Norteamérica.

32-25
Bosque templado mixto en el sur de Ontario, con coníferas perennifolias de color verde oscuro y árboles caducifolios mostrando sus colores otoñales.

32-26
Distribución de los bosques mixtos de la costa del Pacífico y de los bosques de montaña y la tundra alpina de Norteamérica.

32-27
Las secuoyas (Sequoia sempervirens) son unos árboles característicos de los bosques mixtos de la costa de California. Irrigados por las frecuentes nieblas de la región durante los secos veranos y protegidos de las heladas por su proximidad al océano, las secuoyas con frecuencia forman espectaculares arboledas, muchas de las cuales, como la que se ve en la fotografía situada en Muir Woods cerca de San Francisco, están en la actualidad protegidas en parques y reservas. (Ver también la Figura 31-1).

BOSQUES TEMPLADOS MIXTOS Y DE CONÍFERAS

Bordeando por el norte a los bosques caducifolios se sitúan los bosques mixtos, en los cuales las coníferas constituyen un importante elemento junto a los árboles caducifolios. Estos bosques mixtos templados (Figura 32-24 y 32-25) son característicos de la región los Grandes Lagos y del río San Lorenzo en Norteamérica, de una gran parte del sudeste de los Estados Unidos, del este de Europa y del norte y el este de la región fronteriza entre Manchuria y Siberia, así como del este de Corea y del norte de Japón (ver Figura 32-1). Aparecen en áreas con inviernos más fríos que las que se dan en los bosques templados caducifolios y representan una amplia zona de transición entre los bosques caducifolios templados, al sur, y la taiga, al norte.

La mayor parte de los árboles caducifolios y de la flora de especies herbáceas asociada desapareció del oeste de Norteamérica durante la última mitad de la era Cenozoica, en la cual las precipitaciones estivales

32-28
Bosques de coníferas de la costa del Pacífico en la Sierra de las Cascadas de Washington, dominados por el abeto de Douglas (Pseudotsuga menziesii).

32-29
Tundra alpina en la Península Olympic en Washington. Esta tundra de montaña es comparable en muchos aspectos a la tundra que se encuentra a miles de

vas típicas a partir de bosques mixtos caducifolios-perennifolios (Figura 32-30). Este tipo de clima se encuentra a orillas del mar Mediterráneo, en una gran parte de California (y un poco más hacia el norte y

lógica es elevado. Así, el chaparral es bastante similar en apariencia al matorral de Chile o al maquis de la cuenca mediterránea, aunque las plantas en su mayoría no tengan un parentesco común. La cuenca mediterránea

millas al norte en las regiones árticas. Aquí, sin embargo, es posible encontrar laderas cubiertas de bosque a sólo unos cientos de metros de los prados alpinos.

disminuyeron enormemente. Actualmente en su lugar existen los bosques de montaña y los bosques litorales del oeste de Norteamérica (Figura 32-26), los cuales contienen árboles como la secuoya que vive en la zona costera (*Sequoia sempervirens*; Figura 32-27), la secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*), el abeto de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*; Figura 32-28) y el *Pinus lambertiana* (Figura 31-17). Todos estos árboles estuvieron mucho más ampliamente distribuidos en el pasado de lo que están en la actualidad. Tipos de vegetación similares se encuentran en áreas con características climáticas parecidas en Escandinavia, Europa central, Pirineos, Cáucaso, Urales, Tibet meridional y desde el norte del Himalaya hasta el este de Siberia. También se encuentran tipos de vegetación parecidos en áreas disyuntas del oeste de Sudamérica, región central de Nueva Guinea, sudoeste de Nueva Zelanda, sur de la Península de Arabia, Etiopía y montañas de África central (ver Figura 32-1). En las elevaciones superiores de estas regiones se encuentra un tipo de comunidad de pradera abierta, denominada tundra alpina (Figura 32-29), la cual se entremezcla con los bosques de montaña que aparecen desde la cordillera Brooks en el sur de Alaska y que se extienden hacia el sur por las Montañas Rocosas, la Sierra de las Cascadas y la Sierra Nevada (Figura 32-26).

MATORRAL MEDITERRÁNEO

En áreas con clima mediterráneo –caracterizadas por inviernos frescos y húmedos y veranos calurosos y secos– se han desarrollado unas comunidades arbusti-

32-30
Chaparral en las montañas próximas a Los Angeles, California. Este tipo de asociación vegetal está formada por arbustos de hojas anchas y perennes, resistentes a la sequía y con frecuencia espinosos. Tan sólo se encuentra en ciertas regiones concretas, pero se ha desarrollado independientemente en los cinco continentes.

hacia el sur), en la región central de Chile, en el sudoeste de África, y en algunas partes del sur y sudoeste de Australia (ver Figura 32-1). Las plantas que viven en estas regiones –con frecuencia árboles y arbustos perennifolios o de hoja caduca en verano– tienen estaciones de crecimiento relativamente cortas, que se limitan a la época más fresca del año, cuando los niveles de humedad son relativamente abundantes. Estas plantas tienen la capacidad de retener con eficiencia los nutrientes en sus hojas perennes. En los climas mediterráneos, al espléndido crecimiento primaveral, sigue la sequía y el letargo durante el verano.

El fuego constituye un factor ecológico de primera magnitud en el tipo de vegetación mediterránea. Parece ser que los fuegos tenían lugar de forma regular en estas comunidades vegetales mucho antes de que fueran invadidas por los seres humanos. Actualmente, el fuego puede representar un serio problema en áreas tales como el sur de California, donde el chaparral se ha visto invadido por las zonas residenciales. *Chaparral* es la palabra utilizada en California y en otros lugares del oeste de Norteamérica para denominar los matorrales perennifolios, con frecuencia espinosos y que normalmente forman una densa maraña. Tipos de vegetación similares se han desarrollado en otros lugares, particularmente en áreas caracterizadas por poseer clima mediterráneo y han dado lugar a diferentes nombres locales: la formación vegetal equivalente que se encuentra a orillas del mar Mediterráneo se llama *maquis*, la de Chile *matorral* y la de Sudáfrica *fynbos*.

Al igual que sucede con las regiones desérticas del mundo, cada una de las áreas del clima mediterráneo se halla aislada de las otras, y cada una de ellas ha dado lugar a un conjunto característico de plantas y animales. Sin embargo, el grado de convergencia eco-

32-31
El denso y alto bosque que crece en las llanuras costeras y llanuras de la Península Olympic en Washington constituye el representante más meridional de la taiga, o bosque boreal de coníferas. Los musgos, las hepáticas y los líquenes epífitos crecen exuberantemente sobre los árboles, como se aprecia en la fotografía.

TAIGA

Este bosque de coníferas de las regiones septentrionales, también llamado bosque boreal, se caracteriza por presentar una cubierta de nieve persistente durante el invierno y por un clima cada vez más severo conforme nos alejamos hacia el norte. En los límites meridionales de la taiga, los árboles son más altos y mejor desarrollados, alcanzando con frecuencia alturas superiores a los 75 metros (Figura 32-31), pero en la mayor parte del territorio, más al norte, los árboles son más bajos y dan lugar a miles de kilómetros cuadrados de bosque uniforme constituido por un número relativamente bajo de especies de plantas y animales (Figura 32-32). La *Taiga* es el nombre ruso utilizado para denominar al tipo de vegetación que se encuentra en este bioma, el

32-32
La taiga de las regiones septentrionales, que cubre cientos de miles de kilómetros cuadrados en las áreas más

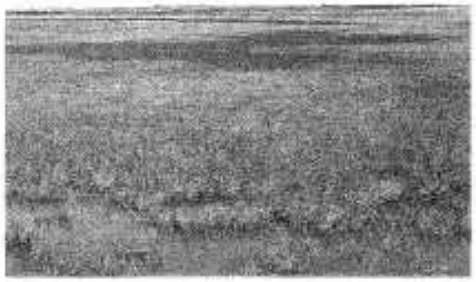
frías de la región templada boreal, está dominada por píceas (Picea glauca) y alerces (Larix), las cuales se van haciendo más pequeñas conforme nos alejamos hacia el norte. Esta fotografía fue tomada en el norte de Manitoba, Canadá.

32-33
Distribución de la taiga en Norteamérica.

cual se extiende por una gran parte de la Unión Soviética, Escandinavia y regiones septentrionales de Norteamérica (Figura 32-33; ver también la Figura 32-1). Se trata de un bosque perennifolio en casi toda su extensión, excepto en algunas áreas importantes del nordeste de Siberia, en donde los alerces (*Larix*), que son coníferas de hoja caduca, son dominantes.

La taiga aparece en el interior de las grandes masas continentales situadas en las latitudes apropiadas. En dichas regiones las temperaturas extremas oscilan entre los −50 °C y los 35 °C. La taiga limita por el sur con los bosques de montaña (por ejemplo, en el oeste de Norteamérica), con los bosques caducifolios, con las sabanas, o con las praderas, dependiendo de la precipitación existente en cada región. Debido a que las masas continentales no alcanzan las latitudes apropiadas en el hemisferio sur, la taiga no se encuentra en esas regiones (ver Figura 32-1). La influencia de los vientos que soplan del oeste sobre corrientes marinas relativamente templadas entre los 40° y los 50° latitud norte, hace que las regiones occidentales de Norteamérica y de Eurasia se caractericen por poseer unos climas más suaves que las regiones con la misma latitud pero situadas en el lado oriental. En consecuencia, la taiga se encuentra en Norteamérica algo más hacia el norte en la costa del Pacífico que en la costa del Atlántico (Figura 32-33), y lo mismo es válido para la distribución individual de muchas plantas y animales que habitan este bioma. Los límites septentrionales de la taiga están determinados por la severidad del clima ártico.

En los vastos límites septentrionales de la taiga la mayor parte de las precipitaciones caen en el verano; durante el invierno el aire en estas regiones tiene un contenido muy bajo en humedad. La precipitación anual total normalmente no alcanza los 30 centímetros. La tasa de evaporación es baja, y los lagos, turberas y regiones pantanosas son frecuentes (Figura 32-32). Además, más de las tres cuartas partes del límite septentrional de la taiga posee unos suelos con una capa subterránea de hielos permanentes, o *permafrost*, normalmente a menos de un metro de la superficie. Por este motivo, el suelo suele estar siempre húmedo, a pesar de las bajas precipitaciones. El agua existente no puede filtrarse hacia capas más profundas del suelo. Las únicas zonas normalmente libres de permafrost son las laderas orientadas al sur y las planicies de inundación adyacentes a los cursos de agua importantes, así como las regiones más meridionales cubiertas por estos bosques boreales de coníferas. Los fuegos son comunes en la taiga, y en general provocan un cierto incremento de la temperatura y de la productividad en los 10 o 20 años posteriores, debido a la fusión local del permafrost. En general, los bosques de la taiga son muy



(a)

(b)

32-34
(a) *Tundra litoral húmeda cerca de la bahía de Prudhoe, Alaska, a finales de verano. Las plantas de color pardo rojizo corresponden a la gramínea* Arctophila fulva, *mientras que las verdes son la ciperácea* Carex aquatilis. *Obsérvese la capa de agua superficial a causa de la presencia de permafrost; estas condiciones son típicas de la tundra ártica.* (b) *Tundra ártica en Barrow, Alaska. Un clon de la ciperácea* Eriophrum angustifolium *creciendo sobre una densa población de otra especie del mismo género,* E. scheuchzeri. *La reproducción vegetativa, como queda ilustrado aquí por* E. angustifolium, *es característica de muchas plantas de la tundra.*

ácidos, muy pobres en nutrientes y poco apropiados para la agricultura.

En la taiga septentrional son comunes las especies pertenecientes a unos pocos géneros, como la picea (*Picea*), el alerce (*Larix*), el abeto (*Abies*) y los álamos (*Populus*). Entre los arbustos más comunes se encuentran las zarzamoras (*Rubus*), los sauces (*Salix*), los abedules (*Betula*), los alisos (*Alnus*) y especies del género *Ledum*. Ocasionalmente, en áreas más templadas y secas se pueden encontrar poblaciones de pinos (*Pinus*). Los miembros de todos estos géneros de árboles y arbustos son ectomicorrícicos y crecen en grupos constituidos por una o muy pocas especies diferentes. Las plantas herbáceas perennes son frecuentes; los musgos y los líquenes también lo son, formando a menudo masas exuberantes. Prácticamente no hay plantas anuales.

En sus límites más septentrionales, la taiga da paso a la tundra. En ambos biomas, los días son largos durante la relativamente corta estación de crecimiento; a partir de cierta latitud, el sol no llega a ponerse durante al menos una parte del verano. Debido a la abundante luz y a las temperaturas favorables que se dan de forma estacional, las plantas cultivadas, como el repollo (*Brassica oleracea*), pueden crecer rápidamente en áreas esclarecidas en la taiga, alcanzando grandes tamaños en períodos de tiempo notablemente cortos.

TUNDRA ÁRTICA

La tundra ártica es un bioma carente de árboles que se extienden hasta los límites nórdicos del crecimiento

32-35
Distribución de la tundra ártica en Norteamérica.

vegetal (Figura 32-34). Ocupa una área enorme; una quinta parte de la superficie terrestre (ver Figura 32-1). La tundra ártica se encuentra mejor desarrollada en el hemisferio norte, principalmente al norte del Círculo Polar Ártico, aunque se extiende bastante más al sur a lo largo de las zonas orientales de los continentes (Figura 32-35). La tundra ártica forma una vasta franja a lo largo de Eurasia y de Norteamérica, con la tundra alpina, más asociada a los bosques de montaña adyacentes, extendiéndose hacia el sur en las regiones montañosas (Figura 32-29; ver también Figura 32-3). Algunas especies de plantas que viven en la tundra ártica tienen una amplia área de distribución circumpolar.

Toda la región cubierta por la tundra ártica presenta una capa de permafrost. Los suelos son ácidos o neu-

tros, pobres en nutrientes y en general poco apropiados para la agricultura. Incluso a pesar de que la precipitación es inferior a los 25 centímetros anuales, una gran parte de ella permanece en las proximidades de la superficie de forma que el suelo generalmente está

RESUMEN

La pluvisilva tropical, en la cual ni el agua ni las bajas temperaturas constituyen un factor limitante, es sin duda el bioma más rico en número de especies. Los árboles siempreverdes se caracterizan por poseer grandes hojas coriáceas. El estrato herbáceo del suelo está

SUGERENCIAS PARA LECTURAS ADICIONALES

ATTENBOROUGH, DAVID: *The Living Planet: A Portrait of the Earth*, William Collins Sons & Co. Ltd., London, 1984.

Notable y actual tratado de este campo de la investigación ecológica que se encuentra en rápido desarrollo.

KREBS, CHARLES J.: *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, 3a ed., Harper & Row, Publishers, Inc., New York, 1985.

humedo. La disponibilidad de nitrógeno fijado es muy baja en general y existen muy pocas leguminosas u otros tipos de plantas con bacterias simbiontes asociadas capaces de fijar el nitrógeno atmosférico. La evaporación es baja, debido al contenido relativamente alto de humedad en el aire a bajas temperaturas. Por el contrario, algunas zonas de tundra son tan secas que constituyen auténticos desiertos polares. La mayor parte de las tierras situadas al norte del paralelo 75° latitud norte son desiertos o semidesiertos en los que viven pocas plantas con más de 5 centímetros de alto. Este hecho es el resultado de unos niveles de precipitaciones muy bajos tanto en verano como en invierno, así como de unas temperaturas invernales muy frías.

Para que pueda existir algo de crecimiento vegetal se necesita que la temperatura media sea superior al punto de congelación durante al menos un mes al año. La época de crecimiento en muchas zonas de la tundra ártica es inferior a los dos meses. Varios géneros de arbustos enanos, como abedules (*Betula*), sauces (*Salix*), arándanos (*Vaccinium*) y *Ledum* son frecuentes en la tundra, así como un cierto número de géneros de plantas herbáceas perennes. Sin embargo sólo existe una especie nativa anual (*Koenigia islandica*). Muchas de las plantas que crecen en la tundra ártica, incluyendo algunas gramíneas y ciperáceas, son siempreverdes, lo cual les permite realizar la fotosíntesis inmediatamente después de que las condiciones de luz, humedad y temperatura lo permitan. La altura de las plantas está controlada en gran medida por la profundidad de la nieve durante el invierno; las grandes plantas leñosas también están ausentes debido a sus tasas de respiración relativamente elevadas, las cuales son especialmente desfavorables a bajas temperaturas. Bastantes plantas tienen unas flores relativamente grandes y vistosas, lo cual representa un gasto considerable de energía. Estas flores producen recompensas ricas en energía para sus polinizadores. Este tipo de recompensas es especialmente ventajoso debido a las grandes necesidades energéticas requeridas para sobrevivir en las bajas temperaturas a las que están sometidas estas latitudes. Muchas de las plantas perennes poseen sistemas de propagación vegetativa y este hecho puede estar relacionado con la incertidumbre de lograr producir semillas durante el breve verano ártico. Una gran parte de la biomasa de las plantas árticas –oscilando entre la mitad y el 98 por ciento– es subterránea y corresponde no sólo a las raíces sino también a rizomas y a otros tipos de tallos subterráneos.

Al norte de la tundra ártica se extiende el desierto de hielo, donde las condiciones físicas son todavía más extremas y no existe vegetación. El desierto de hielo es característico de las regiones interiores de Groenlandia, de las islas Svalbard –al norte de Noruega– y de Nueva Zembla –al norte de Siberia. Una gran parte de la Antártida, no incluida en el mapa de la Figura 32-1, también está cubierta por el hielo.

cimiento tan bosque está potencialmente desarrollado, pero sin embargo existe un gran número de lianas y de epífitos en los niveles superiores. Los suelos tropicales con frecuencia son ácidos y muy pobres en nutrientes; estos suelos pierden su fertilidad rápidamente cuando el bosque es cortado.

La mayor parte de las comunidades tropicales y subtropicales que se caracterizan por poseer una estación seca corresponden a sabanas, bosques subtropicales mixtos, bosques monzónicos, bosques tropicales mixtos y montes bajos y matorrales del sur. Los árboles y los arbustos de estas comunidades son total o parcialmente caducifolios y pierden sus hojas durante las épocas de sequía. Las plantas herbáceas perennes son frecuentes. También puede haber sabanas en las regiones situadas entre las zonas de praderas y las de bosques templados caducifolios, o bien entre las de praderas y las de taiga en los Estados Unidos y Canadá. Los bosques mixtos subtropicales cubren la mayor parte de Florida y las llanuras costeras del sudeste de los Estados Unidos; en ellos, árboles perennifolios, como los pinos, crecen mezclados con árboles de hoja caduca. Alejándonos del ecuador, se encuentran comunidades de este tipo antes de llegar a las regiones de desiertos y semidesiertos, los cuales se caracterizan por tener pocas precipitaciones y unas temperaturas diurnas altas, al menos durante una parte del año. Las plantas suculentas, y las especies herbáceas anuales son frecuentes en los desiertos.

Las praderas se encuentran entre las regiones de sabanas, desiertos y bosques templados; se caracterizan por una ausencia generalizada de árboles, excepto en las orillas de los cursos de agua. Los suelos más productivos para la agricultura en las regiones templadas corresponden a suelos de praderas.

En los bosques caducifolios templados, la mayoría de los árboles pierden sus hojas durante los fríos (y habitualmente nevados) inviernos, durante los cuales, es posible que la humedad no pueda ser utilizada. Muchos géneros de plantas se encuentran con frecuencia tanto en los bosques del este de Norteamérica como en los del este de Asia. Los bosques templados caducifolios se hallan bordeados al norte por bosques templados mixtos y por bosques de coníferas; en ellos las coníferas tienen un papel destacado.

En cinco áreas distintas del mundo, caracterizadas por tener un clima con veranos secos y una época de crecimiento fría y lluviosa durante el invierno, se han desarrollado unas comunidades arbustivas características, llamadas chaparral en Norteamérica y maquis en la región Mediterránea. Además de en estas dos regiones, estos tipos de vegetación aparecen también en la región del Cabo en Sudáfrica, en la región central de Chile y en el sudoeste y sur de Australia.

La taiga es un extenso bosque boreal de coníferas que se extiende ininterrumpidamente a través de Eurasia y Norteamérica, bajando por la costa del Pacífico hasta el norte de California. En su límite meridional, la taiga está dominada por árboles altos con una exuberante cubierta de líquenes y briófitos epífitos; hacia el norte, este biomia está formado por monótonas extensiones de bosque con muy pocas especies de árboles. Al norte de la taiga se encuentra la tundra, una región sin árboles que también se extiende por todo el hemisferio norte, principalmente por encima del Círculo Polar Ártico, formando una banda que sólo queda rota por brazos de agua. Tanto la región septentrional de la taiga como toda la tundra poseen una capa subterránea de permafrost, la cual hace que los suelos permanezcan húmedos a pesar del relativamente bajo nivel de las precipitaciones.

Basado en una serie de televisión de la BBC, este volumen presenta una visión fascinante y precisa de la vida sobre la tierra.

BILLINGS, W. DWIGHT: *Plants, Man, and the Ecosystem*, 3a ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, California, 1978.*

Un excelente resumen de este tema, haciendo énfasis en la fisiología de los organismos individuales.

BORMANN, F. H.: "Air Pollution and Forests: An Ecosystem Perspective", *BioScience* 35: 434-441, 1985.

Este artículo presenta una excelente revisión acerca de la decadencia sufrida por los bosques en el hemisferio norte.

BORMANN, F. H., and GENE L. LIKENS: *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*, Springer-Verlag, New York, 1979.

Una descripción integrada de la estructura, funcionamiento y desarrollo de un ecosistema forestal de Nueva Inglaterra, basado en gran parte en los amplios estudios realizados en el Hubbard Brook Ecosystem.

BROWN, DAVID E. (Ed): "Biotic Communities of the American Southwest-United States and Mexico", *Desert Plants* 4(1-4), 1982.

Una descripción bien ilustrada de los desiertos, el chaparral y otras comunidades limítrofes existentes en esta región tan fascinante desde el punto de vista biológico.

EMLEN, J. MERRITT: *Ecology: An Evolutionary Approach*, Addison-Wesley Publishing Co., Menlo Park, California, 1973.

Un tratado teórico sobre ecología que incluye temas sobre la construcción de modelos, los cuales se aplican de forma imaginativa a toda una serie de situaciones reales.

EMSLEY, MICHAEL, and KELL SANDVED: *Rain Forests and Cloud Forests*, Harry N. Abrams, Inc., New York, 1979.

Un informe magníficamente ilustrado de dos ecosistemas extraordinariamente ricos que están desapareciendo rápidamente.

FINEGAN, BRYAN: "Forest Succession", *Nature* 312: 109-114, 1984.

Una revisión de los puntos de vista actuales acerca del problema de la sucesión forestal.

FORSYTH, ADRIAN, and KEN MIYATA: *Tropical Nature: Life and Death in the Rain Forests of Central and South America*, Charles Scribner's Sons, New York, 1984.

Transmite una excelente impresión de los bosques lluviosos tropicales de Latinoamérica.

HUTTUNA, DOUGLAS I., and MONTGOMERY SLATKIN (Eds.): *Coevolution*, Sinauer Associates Inc., Publishers, Sunderland, Mass., 1983.

Convenientemente descrito por su subtítulo, este importante libro proporciona una base sólida para entender la ecología. Existe una versión en castellano publicada por Harper y Row Latinoamericana, México, 1985.)

LEIGH, EGBERT G., JR., A. STANLEY RAND, and DONALD M. WINDSOR (Eds.): *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1982.

Este volumen proporciona una muestra excelente de la investigación que se realiza en la actualidad en el campo de la ecología forestal tropical. (Existe una versión en castellano publicada por la Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá, 1990.)

RICE, ELROY L.: *Allelopathy*, 2a ed., Academic Press, Inc., New York, 1984.

Una excelente revisión de las interacciones químicas entre plantas y microorganismos, que incluye las aplicaciones de sus principios en el campo de la agricultura, las ciencias forestales y otras disciplinas.

RICHARDS, PAUL W.: *The Tropical Rain Forest*, 2a ed., Cambridge University Press, New York, 1974.

El libro de referencia clásico sobre este complejo bioma, que se encuentra en fase de desaparición.

SOUTHWICK, CHARLES H. (ed.): *Global Ecology*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass, 1985.

Una interesante colección de lecturas sobre este tema, con comentarios críticos del editor.

VALE, THOMAS R.: *Plants and People: Vegetation Change in North America*, The association of American Geographers, Washington, D.C., 1982.

El libro de referencia clásico sobre este complejo bioma, que se encuentra en fase de desaparición.

SOUTHWICK, CHARLES H. (ed.): *Global Ecology*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass, 1985.

Una interesante colección de lecturas sobre este tema, con comentarios críticos del editor.

WHITTAKER, ROBERT H.: *Communities and Ecosystems*, 2a ed., Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 1975.*

Un texto introductorio y conciso que destaca las características de los sistemas de organismos que interaccionan entre sí.

*Disponible en encuadernación rústica.

Fundamentos de quimica

ÁTOMOS

Toda la materia está compuesta por átomos (del griego *atomos*, "indivisible"), que son las unidades más pequeñas que forman los *elementos*. En la naturaleza existen 92 elementos, y cada uno de ellos es único en la estructura de sus átomos. Cada tipo de átomo tiene un número característico de *protones* –partículas cargadas positivamente– en su núcleo (centro). El número de protones oscila de 1, en el elemento más ligero –el hidrógeno–, a 92, del elemento más pesado –el uranio–. El *número atómico* de un elemento representa el número de protones en el núcleo de un átomo (Tabla A-1). Exteriormente al núcleo de un átomo se sitúan los *electrones* –partículas cargadas negativamente– que son atraídas por las cargas positivas de los protones. La disposición de los electrones en un átomo determina las propiedades químicas de dicho átomo, y las reacciones químicas, a su vez, implican el cambio en el número y distribución de los electrones.

Los átomos también contienen neutrones, partículas sin carga eléctrica, de una masa similar a la de los protones. La *masa atómica* de un elemento equivale al número de protones y neutrones del núcleo de un

Tabla A-1 *Número atómico y masa atómica de algunos elementos comunes*

ELEMENTO	NÚMERO ATÓMICO	MASA ATÓMICA*
Hidrógeno (H)	1	1
Helio (He)	2	4
Carbono (C)	6	12
Nitrógeno (N)	7	14
Oxígeno (O)	8	16
Sodio (Na)	11	23
Fósforo (P)	15	30
Azufre (S)	16	32
Cloro (Cl)	17	35
Calcio (Ca)	20	40

*Para el isótopo más común.

átomo. En comparación, los electrones son tan ligeros que su peso es despreciable. Por ejemplo, en el peso de una persona normal, sólo 30 g corresponden al peso de todos sus electrones.

Los periodos de vida media varían ampliamente, dependiendo del isótopo. El isótopo radiactivo del nitrógeno ^{13}N tiene una vida media de sólo 10 minutos, la del tritio es de 12,25 años. El isótopo más común del uranio (^{238}U) tiene una vida media de 4.500 millones de

"pudding", en el cual el átomo estaba representado por una masa sólida, cargada positivamente, con las cargas negativas –electrones– incluidas en ella. Posteriormente, los físicos encontraron que los átomos son principal-

Isótopos

No todos los átomos de un mismo elemento tienen la misma masa atómica. Estas distintas clases de átomos se conocen con el nombre de *isótopos*. Tienen el mismo número de protones –y de ahí el mismo número atómico– pero distinto número de neutrones. Por ejemplo, la forma más común del hidrógeno, con 1 protón, tiene una masa atómica de 1 y se simboliza como ^{1}H, o simplemente H. El deuterio, ^{2}H, es un isótopo del hidrógeno cuyo núcleo contiene un protón y un neutrón, de ahí que su masa atómica sea de 2. El tritio, ^{3}H, el tercer isótopo del hidrógeno, tiene un protón y dos neutrones, con una masa atómica resultante de 3 (Figura A-1). Como la mayoría (pero no todos) de estos isótopos menos comunes, el tritio es *radiactivo*, lo que supone que su núcleo es inestable y emite energía al convertirse en formas más estables. Tanto el deuterio como el tritio tienen propiedades químicas similares a las del isótopo más común del hidrógeno (^{1}H), y cualquiera de ellos puede sustituirlo en las reacciones químicas. De todos modos, si uno de estos átomos gana un protón, junto con dos neutrones, entonces el hidrógeno se convierte en helio. Ahora pasa a tener un número atómico de 2 y una masa atómica de 4 (Figura A-1). La fusión de núcleos de hidrógeno (protones) para formar helio es la fuente de energía del Sol así como de la terrible fuerza destructiva de la bomba de hidrógeno.

Muchos isótopos de la naturaleza son radiactivos. Todos los elementos más pesados –con átomos de 84 o más protones en su núcleo– son inestables y, por tanto, radiactivos. Todos los isótopos radiactivos emiten partículas nucleares en proporción al número de átomos presente; se dice que experimentan una "desintegración" radiactiva mientras se convierten en otro elemento. La velocidad de desintegración se mide en términos de vida media: la vida media de un isótopo radiactivo se define como el tiempo necesario para que la mitad de los átomos de una muestra se conviertan en otro isótopo o en un elemento estable. Debido a que la vida media de un elemento es constante, es posible calcular la fracción que se desintegrará de un determinado isótopo en un periodo de tiempo dado.

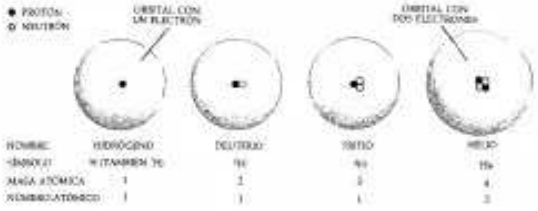
años. El átomo de uranio se transforma en una serie de isótopos y finalmente se convierte en un isótopo del plomo (^{206}Pb).

Los isótopos tienen un papel importante en la investigación biológica. Uno de ellos consiste en la datación de fósiles o de las rocas que los contienen. Por ejemplo, la proporción $^{238}U/^{206}Pb$ de una muestra litológica es una indicación fiable del tiempo en que se formó dicha roca (el plomo resultante de la desintegración del uranio no es el mismo que el comúnmente presente en la roca original, ^{204}Pb). Los isótopos también suelen usarse como trazadores radiactivos. El uso del dióxido de carbono radiactivo ($^{14}CO_2$) ha sido importante para los fisiólogos vegetales puesto que les ha permitido seguir el camino del carbono en la fotosíntesis, tal y como se describió en el Capítulo 6 (ver también "Datación por carbono radiactivo", página 47). Un tercer uso de los isótopos consiste en la autorradiografía, una técnica en la cual una muestra de material con isótopos radiactivos se coloca encima de una película fotográfica. La energía emitida por los isótopos deja unas marcas características en la película que revelan la localización exacta del isótopo dentro del espécimen; la Figura 22-5, en la página 435, es un ejemplo de autorradiografía (ver también "Trazadores radiactivos y autorradiografía en la investigación de las plantas", página 555).

Electrones y orbitales

Ya en los años 500 a 400 a.C., los filósofos griegos sugirieron que la materia no podía ser dividida infinitamente en partículas cada vez más pequeñas. De todos modos, el concepto moderno de átomo, la unidad fundamental de los elementos químicos, tiene menos de 200 años de antigüedad, y nuestros conocimientos sobre su estructura han experimentado muchos cambios en ese periodo. Estos conceptos, o hipótesis, se han presentado en forma de modelos, al igual que muchas hipótesis científicas.

El primer modelo consistía en un átomo indivisible, parecido a una bola de billar. Cuando se comprendió que los electrones podían ser separados del átomo, el modelo anterior dejó paso al modelo en pastel de

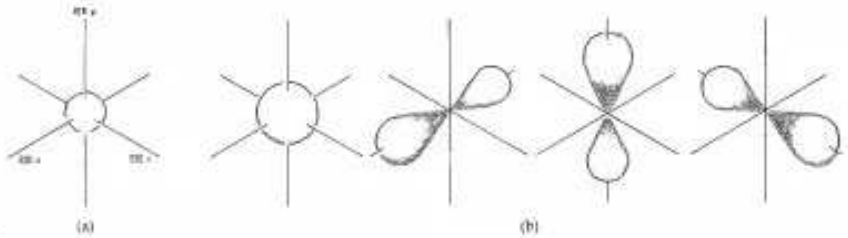


A-1
Diagramas de los átomos de hidrógeno, deuterio, tritio y helio. Obsérvese que el hidrógeno, el deuterio y el tritio tienen tan solo un protón y un electrón; por lo tanto, son químicamente similares aunque difieran en el número de neutrones de sus respectivos núcleos. El helio, que tiene un protón y un electrón más, es químicamente muy diferente del hidrógeno y sus isótopos.

A-2
El modelo atómico planetario de Bohr del carbono, tal como se ve en a) dos dimensiones y b) tres dimensiones.

los electrones ocupan el orbital esférico y posteriormente llenan los tres restantes. De ahí que el segundo nivel pueda tener hasta un total de ocho electrones. Se conocen átomos con los electrones dispuestos hasta en siete niveles distintos.

Los átomos tienden a estados estables, lo que equivale a completar sus niveles energéticos, y el comportamiento químico de ellos depende de esta tendencia. Por ejemplo, el helio (de número atómico 2), el neón (de número atómico 10) y el argón (de número atómico 18) tienen completamente ocupados con electrones sus niveles energéticos externos y por ello tienden a no reaccionar químicamente; son conocidos con el nombre de gases "nobles" debido a este aparente "desdén" por reaccionar con otros elementos. Los átomos de hidrógeno (de número atómico 1), litio (de número atómico 3), sodio (de número atómico 11) y potasio (de número atómico 19) tienen un solo electrón en su nivel energético más externo, y tienden a perderlo. Como consecuencia de dicha pérdida, cada átomo tiene un protón más que el número de electrones, con lo que los átomos adquieren carga positiva: H^+, Li^+, Na^+ y K^+. Por el contrario, el flúor y el cloro, con números atómicos de 9 y 17, respectivamente, tienden a ganar un electrón



A-3
Modelos de orbitales. a) Los dos electrones del primer nivel de un átomo ocupan un único orbital esférico. b) El segundo nivel tiene cuatro orbitales, cada uno de ellos con dos electrones. Uno de los orbitales es esférico y los tres restantes con forma de pesas. Los ejes de estos tres orbitales (que se indican con líneas) son perpendiculares entre sí. El núcleo se encuentra en la intersección de los ejes.

para completar su nivel más externo y por ello se cargan negativamente: F^- y Cl^-. De forma similar, un átomo con dos electrones en su nivel más exterior, puede perderlos, con lo que adquiere una doble carga positiva. Por ejemplo, el magnesio (de número atómico

que contiene, precisamente, la cantidad de energía necesaria para la transición.

Electronegatividad

trones hacia niveles energéticos más altos. En el curso de una serie de reacciones de transferencia electrónica (que se describen en la Sección 2) los electrones pasan a niveles más bajos, de manera que la energía radiante

positivas o negativas de un ion de un átomo (ion monoatómico) de una determinada sustancia con enlaces iónicos, o bien el número de pares de electrones compartidos por un átomo en una sustancia con enla-

positiva. Por ejemplo, el magnesio (de número atómico 12) y el calcio (de número atómico 20) se transforman en Mg^{2+} y Ca^{2+}. En general estos átomos cargados reciben el nombre de *iones*. Los iones cargados positivamente reciben el nombre de *cationes* y los cargados negativamente el de *aniones*.

Los iones forman parte de menos del 1 % del peso de la materia viva, pero desempeñan funciones muy importantes. Por ejemplo, el K^+ es el principal catión de la mayoría de las células, y muchas reacciones biológicas esenciales no se pueden llevar a cabo sin su presencia. Tanto el Na^+ como el K^+ están implicados en el transporte activo de azúcares y aminoácidos a través de la membrana plasmática en muchas células animales y vegetales. El Ca^{2+} tiene un efecto directo sobre las propiedades físicas de la membrana plasmática y el Mg^{2+} forma parte de la clorofila –la molécula encargada de captar la energía lumínica del Sol.

Electrones y energía

Como se dijo anteriormente, los electrones, cargados negativamente, son atraídos por el núcleo atómico debido a la carga positiva de los protones. El orbital que ocupa un electrón viene determinado por el contenido energético del electrón; esta energía está en forma de energía potencial. Puede sernos útil la siguiente analogía: podemos acordar que una piedra en un terreno llano no tiene energía. Si la subimos a la cumbre de una colina, entonces le habremos proporcionado energía en forma de energía potencial. Mientras se mantiene en la cima, la piedra ni gana ni pierde energía. Pero si rueda por la ladera, se produce una pérdida de energía potencial hasta recuperar su estado inicial en el llano.

En cierto sentido, el electrón se comporta como la piedra ya que con un aporte de energía puede subir a un nivel energético superior –hacia posiciones más alejadas del núcleo. Mientras se mantiene en este nivel superior, el electrón conserva la energía añadida. El electrón, como cuando la piedra rueda cuesta abajo, también tiende a alcanzar el nivel energético más bajo posible (Figura A-4).

En un átomo dado, el nivel energético inferior consiste en el primer orbital esférico. Los cuatro orbitales del segundo nivel están ocupados por electrones con mayor energía, y así sucesivamente. Siempre es necesaria la aportación de energía para separar un electrón de las cargas positivas del núcleo, en el mismo sentido que es necesaria para llevar la piedra hacia la parte alta de la colina. De todas maneras, a diferencia del modelo de la piedra y la colina, el electrón no puede ser llevado a cualquier punto de la colina. Es decir, con la admisión de energía, los electrones se mueven de un nivel energético inferior a niveles superiores, pero no pueden ocupar posiciones intermedias. Para que un electrón se desplace de un nivel a otro, el átomo debe absorber una cantidad discreta de energía, conocida con el nombre de cuanto.

Electronegatividad

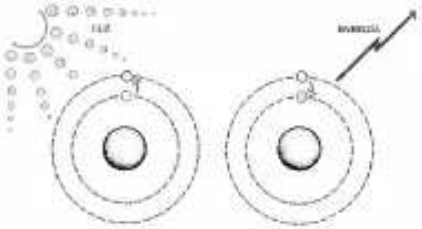
Los núcleos atómicos de los elementos tienen distintos grados de atracción de electrones. La fuerza con que son atraídos los electrones depende del número de protones del núcleo, del número de electrones y de la proximidad de éstos al núcleo. La afinidad de un átomo por los electrones recibe el nombre de *electronegatividad*. La electronegatividad se expresa en una escala de 0 a 4. El helio y el resto de gases nobles tienen una electronegatividad de 0. En el otro extremo de la escala se encuentra el flúor, con una electronegatividad de 4. El valor para el oxígeno, el elemento electronegativo más cercano es de 3,5. En la tabla A-2 se dan los valores de las electronegatividades de ciertos elementos.

Cuando un electrón pasa de un átomo poco electronegativo a otro más electronegativo se mueve "cuesta abajo" –en términos energéticos– y se libera energía, tal y como se libera energía potencial en la caída de la piedra por la colina.

En las células de las plantas verdes y algas fotosintéticas, la energía lumínica de la luz solar lleva los elec-

Tabla A-2 *Valores de electronegatividad de los átomos de algunos elementos comunes*

Oxígeno (O)	3,5
Nitrógeno (N)	3,0
Cloro (Cl)	3,0
Carbono (C)	2,5
Azufre (S)	2,5
Hidrógeno (H)	2,1
Fósforo (P)	2,1
Sodio (Na)	0,9



A-4
Cuando la admisión de energía –como por ejemplo la energía luminosa– impulsa un electrón a niveles energéticos más altos, éste adquiere energía potencial, que es liberada cuando retorna a su nivel energético previo.

de la luz solar se transforma en energía química, de la cual depende casi toda la vida de la Tierra.

ENLACES Y MOLÉCULAS

Los átomos pueden permanecer juntos mediante fuerzas conocidas con el nombre de *enlaces químicos*; un grupo de átomos que se mantiene unido por enlaces químicos recibe el nombre de *molécula*. Cuando los átomos interactúan para formar un enlace, tan sólo se ven implicados los electrones de los niveles más externos (niveles de valencia). Existen dos tipos generales de enlaces: enlaces iónicos y enlaces covalentes.

Enlaces iónicos

Los iones negativos y positivos se atraen unos a otros. Los enlaces resultantes de este tipo de atracciones mutuas se denominan *enlaces iónicos*. El enlace iónico es muy común en moléculas inorgánicas. Así, el ion sodio (Na^+) –con una carga positiva– es atraído por el ion cloruro (Cl^-)– con una carga negativa (Figura A-5). El ion calcio (Ca^{2+}), con doble carga positiva puede atraer y mantener dos iones Cl^-, formando $CaCl_2$; el subíndice 2 indica que hay presentes 2 átomos de cloro por cada uno de calcio.

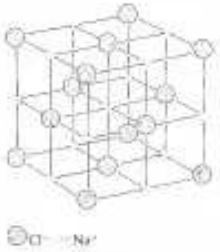
La capacidad de combinación de un elemento se llama *valencia*. La valencia es el número de cargas

ces covalentes. Las valencias del Na^+ y del Cl^- son 1, y la del Ca^{2+} es 2. Así, el Na^+ se combina con el Cl^- en una relación 1 a 1, y el Ca^{2+} se combina con el Cl^- en una relación 1 a 2.

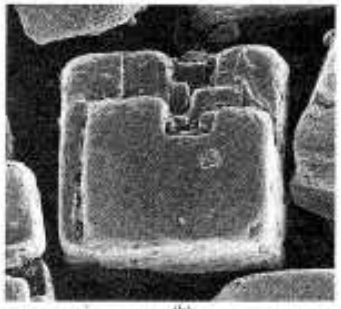
Enlaces covalentes

Otra forma en que un átomo puede completar sus niveles energéticos más externos consiste en *compartir* sus electrones con otro átomo. Los enlaces formados por pares de electrones compartidos se denominan *enlaces covalentes*. Estos enlaces covalentes están presentes fundamentalmente en la química orgánica, que es esencialmente la química de los compuestos de carbono. El enlace covalente más simple es el que se da entre átomos de hidrógeno en las moléculas de hidrógeno (Figura A-6). En un enlace covalente el par de electrones compartido produce un nuevo orbital, que ocupan dichos electrones. En este enlace cada electrón pasa parte del tiempo alrededor de un núcleo y el restante alrededor del otro núcleo. De esta manera, los electrones compartidos completan los niveles energéticos más externos y mantienen la carga nuclear neutral.

El carbono, de número atómico 6, necesita compartir cuatro electrones para completar y estabilizar su nivel energético externo; de ahí que el átomo de carbono sea capaz de formar enlaces covalentes hasta con cuatro átomos distintos. Cuando se forman dichos enlaces, los pares de electrones se organizan en nuevos orbitales.



(a)



(b)

A-5
El sodio (Na), que tiene un electrón desapareado en su nivel energético más externo, se mantiene más estable si lo pierde. El cloro (Cl), con siete electrones en su último nivel, se vuelve más estable si gana uno. Cuando el sodio y el cloro interactúan el sodio pierde un electrón y el cloro lo gana; después de este hecho el sodio se mantiene con una carga positiva (Na^+) y el cloro con una negativa (Cl^-). Estos átomos cargados reciben el nombre de iones. a) Los iones de signos opuestos se atraen mutuamente. La sal doméstica no es más que NaCl cristalizado, una malla de iones Na^+ y Cl^- dispuestos alternadamente que se mantienen unidos por la atracción de sus cargas opuestas. Estos enlaces entre iones de cargas opuestas reciben el nombre de enlaces iónicos. b) La regularidad de la malla se refleja en la estructura de los cristales de sal.

A-6
En una molécula de hidrógeno, cada átomo comparte el electrón desapareado de su único orbital con el otro átomo. Como consecuencia de ello, los dos átomos consiguen llenar su primer orbital con dos electrones –una configuración más estable. El orbital que se muestra en la figura –un orbital molecular– indica el volumen en que se pueden encontrar los dos electrones en el 90 % de las ocasiones.

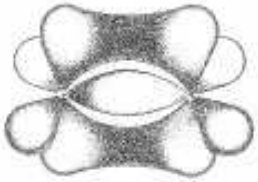
ello, el átomo más electronegativo tendrá una ligera carga negativa mientras que el átomo menos electronegativo la tendrá positiva, ya que la carga nuclear no queda enteramente neutralizada (Figura A-9). Las propiedades polares de ciertos enlaces covalentes tienen

mento es la cantidad de elemento en gramos que equivale a su peso atómico. Por ejemplo, un átomo gramo de carbono pesa 12 gramos, y un átomo gramo de hidrógeno 1 gramo (realmente 1,008 gramos debido a

(a) (b) (c)

A-7
a) Cuando el átomo de carbono forma enlaces covalentes con otros cuatro átomos, se forman nuevos orbitales. Estos orbitales, iguales entre sí, se orientan hacia los cuatro vértices de un tetraedro. De esta manera se pueden mantener lo más separados posible. b) Cuando un átomo de carbono reacciona con hidrógeno para formar metano, los cuatro electrones desapareados del carbono se complementan con cada uno de los electrones desapareados de los cuatro átomos de hidrógeno. c) Cada nuevo par de electrones forma un nuevo orbital molecular. La molécula de metano tiene forma de tetraedro regular.

Estos orbitales se distribuyen simétricamente en el espacio, formando un tetraedro regular (Figura A-7). La capacidad del carbono para formar estos cuatro enlaces covalentes es crucial para la importante función que realiza el carbono en la química de los sistemas vivos.



A-8
Modelo de orbital en el que se muestra el enlace doble carbono-carbono de la molécula de etileno. Un par de electrones ocupa el orbital interno mientras el otro ocupa el externo, este último con dos fases –una por encima del plano de los núcleos y otra por debajo. Esto da lugar a un enlace rígido, alrededor del cual los átomos no pueden rotar. Los dos orbitales más pequeños de cada átomo de carbono contienen cada uno un electrón desapareado, y por ello pueden formar enlaces covalentes con otros átomos.

Enlaces dobles y triples

Existen distintas formas en las cuales pueden participar los átomos en los enlaces covalentes y así satisfacer sus requerimientos de valencia. El oxígeno, con dos electrones desapareados en sus orbitales más externos, tiene una valencia de 2. El carbono y el oxígeno pueden formar un compuesto, el dióxido de carbono (CO_2), en el cual cada átomo de oxígeno comparte dos pares de electrones con un átomo central de carbono. Estos enlaces, en los que dos átomos comparten dos pares de electrones (cuatro electrones) se llaman enlaces dobles. Su fórmula estructural se simboliza con dos líneas que conectan los dos símbolos atómicos: O=C=O. Los átomos de carbono pueden formar enlaces dobles, e incluso triples (en los cuales se comparten tres pares de electrones) entre sí, así como con otros átomos.

Los electrones compartidos en enlaces dobles y triples forman orbitales que difieren morfológicamente de los orbitales que contienen un solo par de electrones. Por ejemplo, en un átomo de carbono con cuatro enlaces simples, los orbitales se orientan hacia los cuatro vértices de un tetraedro, con el núcleo atómico en posición central, como en la Figura A-7. Cuando dos de los enlaces se reemplazan por un doble enlace, los enlaces simples sobrantes forman los brazos de una Y mientras que el doble enlace, su pie (Figura A-8). Cuando un átomo de carbono tiene dos dobles enlaces, como en el dióxido de carbono, entonces los tres átomos de la molécula permanecen en línea.

Los enlaces simples son flexibles, y permiten a los átomos la rotación mútua. Los enlaces dobles y triples mantienen los átomos relativamente rígidos entre sí. La presencia de dobles enlaces en una molécula puede representar diferencias significativas en sus propiedades. Por ejemplo, tanto las grasas como los aceites están compuestos por átomos de carbono e hidrógeno unidos entre sí por enlaces covalentes, pero en los aceites algunos de los enlaces son dobles mientras que en las grasas los enlaces son todos simples.

Enlaces covalentes polares

En los enlaces covalentes los electrones no siempre se reparten equitativamente entre los dos átomos enlazados. Algunos átomos atraen a los electrones con mayor fuerza que otros –es decir, son más electronegativos. A causa de estas diferencias, los electrones compartidos tienen tendencia a pasar más tiempo alrededor del átomo más electronegativo. Como consecuencia de

Tabla A-3 *Algunos grupos funcionales de importancia en los compuestos orgánicos*

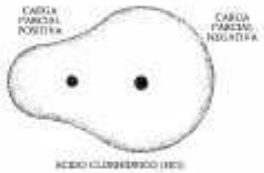
GRUPO	NOMBRE

precisamente polares de ciertos enlaces covalentes tienen consecuencias importantes para los seres vivos. Por ejemplo, muchas de las propiedades especiales del agua, de las que depende la vida, derivan claramente de su naturaleza polar, como se explica más adelante.

El enlace iónico, el covalente y el covalente polar pueden ser considerados como versiones diferentes de un mismo tipo de enlace. Las diferencias consisten en las diferencias de electronegatividades de los átomos que se combinan. En un enlace covalente no polar los electrones se comparten equitativamente. Estos enlaces sólo existen entre átomos iguales, como ocurre en el H_2, Cl_2, O_2 y N_2. En los enlaces covalentes polares no se comparten por igual. En los enlaces iónicos, existe una atracción electrostática entre los iones negativos y positivos como consecuencia de haber ganado o perdido electrones.

Pesos atómicos y moleculares

El *peso atómico* de un elemento dado es el valor medio del peso de la mezcla de los isótopos naturales de ese elemento en relación al peso del isótopo más común del carbono (^{12}C), que tiene una masa atómica de 12. Hipotéticamente, un elemento que fuera exactamente el doble de pesado que el carbono tendría un peso atómico de 24; un elemento que fuera la mitad de pesado que el carbono tendría un peso atómico de 6. Debido a que los átomos son demasiado pequeños para ser pesados individualmente, se miden en cantidades llamadas *átomos gramo*. Un átomo gramo de un elemento es la presencia de isótopos en una muestra de origen natural). El *peso molecular* de una sustancia es la suma de los pesos atómicos de todos los átomos de una molécula. Una *molécula gramo* es la cantidad de sustancia, expresada en gramos, que equivale al peso molecular. Una molécula gramo de gas oxígeno (O_2) pesa alrededor de 32 gramos; una molécula gramo de gas hidrógeno (H_2) pesa unos 2 gramos; y una de CO_2 unos 44 gramos.



A-9
En una molécula polar, como el ácido clorhídrico (HCl), los electrones compartidos tienden a pasar más tiempo alrededor del átomo más electronegativo –el cloro. Debido a ello, el cloro resulta con una carga parcialmente negativa, y el átomo menos electronegativo (el hidrógeno) con una carga ligeramente positiva.

La molécula gramo recibe el nombre de *mol*. El número de partículas de un mol de cualquier sustancia (sean átomos, iones o moléculas) es siempre el mismo: $6{,}022 \times 10^{23}$. Por ejemplo, un mol de agua contiene $6{,}022 \times 10^{23}$ moléculas de agua, y un mol de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) $6{,}022 \times 10_{23}$ moléculas de glucosa. Esta constante numérica recibe el nombre de *Número de Avogadro*. El concepto de mol es útil para referirse a cantidades de sustancias que intervienen en reacciones químicas.

Para preparar agua, por ejemplo, podemos combinar dos moles de hidrógeno (4 gramos) con 1 mol de oxígeno (32 gramos); en otros términos, cuatro átomos de hidrógeno por cada dos de oxígeno. Se producirían dos moles de agua, cada uno de ellos con un peso de 18 gramos. De manera similar, para preparar sal doméstica (NaCl) combinaríamos 1 átomo gramo de sodio (23 gramos) y 1 átomo gramo de cloro (unos 35,5 gramos).

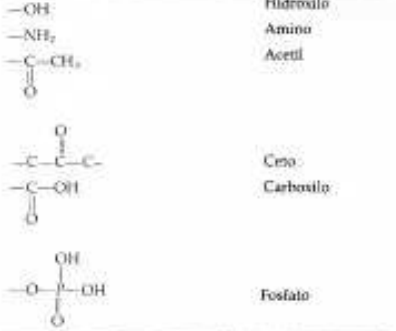
Grupos funcionales

En algunas ocasiones, conjuntos de átomos unidos por enlaces covalentes tienden a reaccionar como grupo. Una clase de estos grupos atómicos está representada por los radicales orgánicos o *grupos funcionales*. Las propiedades químicas específicas de las moléculas orgánicas vienen determinadas principalmente por sus grupos funcionales. El grupo –OH es un ejemplo (–OH, el grupo funcional, recibe el nombre de hidroxilo; OH^-, el ion, se llama hidróxido). Cuando un átomo de hidrógeno y uno de oxígeno se unen mediante un enlace covalente resta un electrón del oxígeno por compartir. Cuando en un compuesto hidrocarbonado (formado exclusivamente por carbono e hidrógeno) el grupo hidroxilo sustituye a uno o más átomos de hidrógeno se forma entonces un alcohol.

De esta manera, cuando un átomo de hidrógeno del metano (CH_4) es reemplazado por un grupo hidroxilo, se forma metanol (CH_3OH), un alcohol de olor agradable, venenoso, capaz de producir ceguera y muerte. De la misma manera, el etano se transforma en etanol (C_2H_5OH) presente en todas las bebidas alcohólicas. El glicerol, $C_3H_5(OH)_3$, es un alcohol que contiene tres grupos hidroxilo.

El grupo carboxilo (–COOH) es un grupo funcional que proporciona al compuesto las propiedades de un ácido. La Tabla A-3 muestra algunos grupos funcionales de considerable importancia biológica.

molécula de agua está formada por dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno unidos por enlaces covalentes. Estas moléculas tienen una ligera tendencia a separarse en iones H^+ y OH^-. (Los iones H^+ tienden a

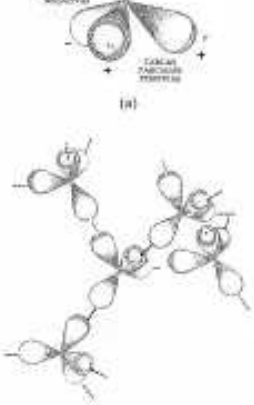


AGUA Y ENLACES POR PUENTES DE HIDRÓGENO

El agua está compuesta por una multitud de moléculas que se mantienen cohesionadas por la atracción mutua de átomos cargados positiva y negativamente. Cada molécula de agua se compone de dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno, unidas mediante dos enlaces covalentes.

La molécula de agua es, en conjunto, de carga neutra, con un mismo número de electrones que de protones. Sin embargo, la molécula es eléctricamente asimétrica –es decir, es polar. La polaridad se debe a que el oxígeno es más electronegativo que el hidrógeno. Los pares de electrones de los orbitales exteriores pasan más tiempo cerca del núcleo del oxígeno que de los núcleos de hidrógeno. En consecuencia, la región cercana al núcleo del oxígeno tiene dos cargas negativas débiles, mientras que la cercana a cada núcleo de hidrógeno es ligeramente positiva. Así, la molécula de agua –en términos de polaridad– tiene cuatro vértices, con dos vértices cargados positivamente y los otros dos negativamente (Figura A-10a).

Cuando una de estas regiones cargadas se acerca lo suficiente a una región cargada de signo opuesto, la fuerza de atracción forma un enlace entre ellas llamado enlace *por puente de hidrógeno*. Los puentes de hidrógeno no sólo se encuentran en el agua, ya que se pueden formar entre el hidrógeno unido covalentemente a un átomo electronegativo –normalmente oxígeno o nitrógeno– y un átomo electronegativo de otra molécula. En el agua líquida los puentes de hidrógeno se forman entre los "vértices" negativos de una molécula de agua y los positivos de otra. De ahí que cualquier molécula de agua pueda establecer puentes de hidrógeno con otras cuatro moléculas de agua. El agua líquida está formada por moléculas de agua unidas de esta forma, tal como se muestra en la Figura A-10b.



A-10
a) Diagrama de los orbitales de una molécula de agua. Nótese la distribución, en los cuatro vértices, de las cargas positivas y negativas. b) A consecuencia de las cargas parciales positivas y negativas, cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno (indicados por líneas discontinuas) con otras cuatro moléculas de agua.

Un simple enlace por puente de hidrógeno es relativamente débil y tiene un tiempo de vida excesivamente corto; como media, estos enlaces suelen durar una 1/100.000.000.000 partes de un segundo. Pero en el mismo tiempo en que se destruye un enlace se forma uno nuevo. Tomados en conjunto, los enlaces por puente de hidrógeno tienen una fuerza considerable, ya que mantienen el agua en estado líquido en condiciones normales de presión y temperatura.

EL AGUA COMO DISOLVENTE

Muchas de las sustancias de los seres vivos se encuentran en disolución. Una *disolución* es una mezcla uniforme de moléculas de dos o más sustancias. La sustancia presente en mayor grado –normalmente un líquido– recibe el nombre de *disolvente*; las sustancias presentes en menor cantidad son los *solutos*. La polaridad de las moléculas de agua es la responsable de la capacidad del agua para actuar como disolvente. Las

A-11
Debido a la polaridad de sus moléculas, el agua es útil para disolver átomos y moléculas polares. Esta figura muestra el cloruro de sodio (NaCl) disolviéndose a medida que las moléculas de agua se agrupan alrededor de los iones, separándolos entre sí. Las sustancias que se disocian en iones al disolverse dan lugar a soluciones conductoras de la electricidad. Dichas soluciones reciben el nombre de electrolitos.

moléculas polares de agua son capaces de separar sustancias como el NaCl en sus iones constituyentes. Como se ve en la Figura A-11, las moléculas de agua rodean a los distintos iones y los separan.

Muchas de las moléculas importantes de los seres vivos, como la glucosa, tienen también polaridad. Estas regiones, de carga parcial positiva o negativa, aparecen alrededor de átomos de distintas electronegatividades unidos por enlaces covalentes. Como consecuencia de ello, estas moléculas atraen el agua y pueden disolverse en ella.

Las moléculas que se disuelven con facilidad en agua reciben el nombre de *hidrofílicas* ("afines al agua"). Estas moléculas se disuelven rápidamente en soluciones acuosas debido a que sus regiones parcialmente cargadas atraen las moléculas de agua y compiten con la atracción que se ejercen entre sí las moléculas de agua.

Las moléculas que carecen de regiones polares, como las grasas, son insolubles en agua. Los puentes de hidrógeno de las moléculas de agua actúan repeliendo las moléculas no polares. Como resultado de esta exclusión, las moléculas no polares tienden a agregarse entre sí, de la misma manera como coalescen, por ejemplo, las gotas de grasa en la superficie de la sopa. Este tipo de moléculas se llaman *hidrofóbicas* ("no afines al agua").

ACIDOS Y BASES

Los ácidos tienen sabor agrio, como por ejemplo la leche agria, los cítricos y el vinagre. Las bases son insípidas, como la leche de magnesia, y en disolución son escurridizas y jabonosas al tacto.

Para definir los términos "ácido" y "base" en términos químicos empezaremos fijándonos en el agua. La combinarse con otras moléculas de agua para producir el ion hidronio, H_3O^+, pero esto no lo consideraremos así en nuestras explicaciones.) En un volumen dado de agua pura, una fracción muy pequeña, pero siempre constante, de las moléculas se encuentra disociada en sus iones respectivos. La fracción es constante ya que la tendencia de una molécula a disociarse se ve compensada por la tendencia de los iones a reagruparse; de esta manera, mientras unas moléculas se ionizan otras se forman de nuevo, en un estado de equilibrio dinámico.

En el agua pura el número de iones H^+ equivale al número de iones OH^-. Esto es necesariamente así ya que un ion no se puede formar si no es con la aparición del complementario cuando sólo están presentes las moléculas de H_2O. Una solución adquiere propiedades ácidas cuando el número de iones H^+ supera al de iones OH^-; por el contrario una solución es básica cuando la concentración de iones OH^- es superior a la de H^+. Existe siempre una relación inversa entre la concentración de iones H^+ y OH^-; cuando la concentración de H^+ es alta entonces la de OH^- es baja, y viceversa. Esto se debe a que el producto de sus concentraciones es constante. Así, a 25 °C.

$$[H^+][OH^-] = 1 \times 10^{-14} \text{ moles}$$

Podemos definir ahora los términos químicamente:

1. Un ácido es la sustancia que proporciona iones H^+ a una disolución. Debido a que un ion H^+ es en realidad un protón, los ácidos pueden ser también definidos como *donantes de protones*.
2. Una base es una sustancia que reduce el número de iones H^+ o protones. Más específicamente, se trata de un *aceptor de protones*. El ion OH^- es una base ya que puede aceptar un protón y neutralizarse:

$$H^+ + OH^- \rightarrow H_2O$$

3. En cualquier reacción ácido-base, existe siempre un donante y un aceptor de protones.

Ácidos y bases fuertes y débiles

El ácido clorhídrico (HCl) es un ejemplo de ácido muy común. Se trata de un ácido fuerte, lo que significa que tiende a estar completamente disociado en sus iones H^+ y Cl^- en disolución acuosa. El hidróxido sódico (NaOH) es una base fuerte también común; en disolución acuosa existe en forma iónica Na^+ y OH^-. Por el contrario, los ácidos y bases débiles son aquellos que se ionizan sólo ligeramente. Los compuestos con grupos carboxilo (–COOH) son a menudo ácidos débiles ya que el átomo de hidrógeno sólo puede, tomado en conjunto, separarse parcialmente del grupo carboxilo para producir un protón:

$$R\text{-}COOH \rightleftharpoons R\text{-}COO^- + H^+$$

En esta reacción, R representa cualquier estructura química que pueda contener al grupo carboxilo.

Los compuestos que contienen el grupo amino ($-NH_2$) se comportan como bases débiles, ya que el grupo amino tiene una ligera tendencia a aceptar pro-

REACCIONES QUÍMICAS

Toda reacción química supone la rotura de unos enlaces y la formación de otros nuevos. De acuerdo con los conocimientos actuales, los átomos o moléculas reac-

A-12
Las reacciones químicas requieren un aporte continuo de energía –energía de activación– para que se produzcan. Una reacción no catalizada necesita un

tones para formar $-NH_3^+$:

$$R\text{-}NH_2 + H^+ \rightleftharpoons R\text{-}NH_3^+$$

La escala de pH

Los químicos definen el grado de acidez mediante la escala de pH, donde "p" indica "fuerza" (del inglés "power") y "H" concentración de protones.

En un litro de agua pura se pueden detectar 0,0000001 moles de iones hidrógeno. Por conveniencia, esto se expresa en potencia de diez, 10^{-7}, y en términos de pH, se refiere simplemente como pH 7 (ver Tabla A-4). A pH 7 las concentraciones de iones H^+ y OH^- son iguales, de ahí que el agua pura sea "neutra". Cualquier pH por debajo de 7 es ácido, y cualquiera por encima, básico. Cuanto más bajo sea el pH más alta es la concentración de iones hidrógeno. Un pH de 2 indica 10^{-2} moles de iones hidrógeno por litro de agua, o también 0,01 moles –una concentración mucho más alta que 0,0000001. Una diferencia de una unidad de pH representa una variación en un orden de 10 en la concentración de iones hidrógeno.

El zumo de limón tiene un pH alrededor de 2, como el contenido estomacal del hombre y otros animales. El zumo de naranja tiene un pH de 3; y la sangre humana de 7,4. Los mejores suelos para muchas plantas tienen un pH de 6,4; pero los suelos alcalinos oscilan entre 7 y 9, y las turberas pueden llegar a tener pH tan bajos como 3.

Tabla A-4 Escala de pH

	CONCENTRACIÓN DE IONES H^+ (MOLES POR LITRO)		pH	CONCENTRACIÓN DE IONES H^+ (MOLES POR LITRO)	
	1,0	10^0	0	10^{-14}	
	0,1	10^{-1}	1	10^{-13}	
	0,01	10^{-2}	2	10^{-12}	
Ácido	0,001	10^{-3}	3	10^{-11}	
	0,0001	10^{-4}	4	10^{-10}	
	0,00001	10^{-5}	5	10^{-9}	
	0,000001	10^{-6}	6	10^{-8}	
Neutro	0,0000001	10^{-7}	7	10^{-7}	
		10^{-8}	8	10^{-6}	0,000001
		10^{-9}	9	10^{-5}	0,00001
		10^{-10}	10	10^{-4}	0,0001
Básico		10^{-11}	11	10^{-3}	0,001
		10^{-12}	12	10^{-2}	0,01
		10^{-13}	13	10^{-1}	0,1
		10^{-14}	14	10^{0}	1,0

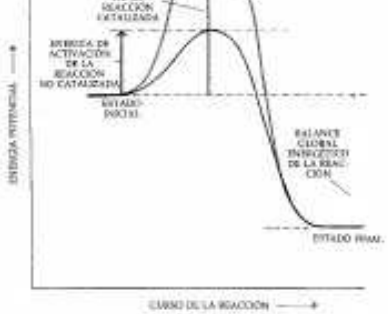
Las velocidades de reacción se pueden incrementar aumentando la posibilidad de colisiones efectivas. Un método para conseguirlo consiste en aumentar la temperatura, ya que se aumenta la velocidad media a la cual se mueven los átomos o moléculas y por tanto se aumenta la posibilidad de colisión efectiva. En algunos casos, como ocurre con el metano (gas natural) tan sólo se necesita una chispa. Una vez iniciada, la reacción libera calor que se transfiere a otras moléculas de CH_4 hasta que todas se mueven con una velocidad tal que reaccionan casi simultáneamente con fuerza explosiva. El control de una reacción por calor es un método utilizado comúnmente tanto en los laboratorios como en las industrias.

Un segundo método para aumentar la velocidad de reacción consiste en aumentar el número de moléculas de los reactivos. Los químicos que suelen trabajar en investigación en laboratorios o industrias lo hacen con reactivos en estado puro a concentraciones altas. De esta manera, no tan sólo se aumenta la velocidad de reacción, sino que puede controlarse más fácilmente.

El uso de catalizadores supone un tercer modo para aumentar la velocidad de una reacción. Los catalizadores reducen la *energía de activación* de una reacción, esto es, la energía mínima necesaria en una colisión para que se inicie la reacción (Figura A-12). Los metales, como el hierro, el níquel y el platino, se utilizan comúnmente como catalizadores en los laboratorios industriales. Ciertas moléculas tienden a agruparse en la superficie de dichos metales, aumentando con ello la probabilidad de las necesarias colisiones entre los reactivos. Aunque los catalizadores participan directamente en la reacción, no se consumen, de manera que pueden ser utilizados una y otra vez (ver Capítulo 4, páginas 77-81).

Esta reacción puede iniciarse con una chispa (lo que provoca las explosiones en las minas de carbón), y la energía se libera en forma de calor. La cantidad de energía liberada (esto es, 213 kilocalorías por mol de metano) se puede medir con cierta precisión (Figura

aparte, o energía de activación, mayor que una catalizada, como por ejemplo, una reacción enzimática. La energía de activación más baja que se da en las reacciones catalizadas está normalmente dentro de la gama de energía que contienen las moléculas, de ahí que la reacción pueda ocurrir añadiendo muy poca energía o incluso sin ella. Nótese, sin embargo, que el balance energético global, desde el estado inicial al final, en el mismo se trate o no de una reacción catalizada.



Una reacción también puede suponer un intercambio, según la forma:

$$AB + CD \rightarrow AD + CB$$

Un ejemplo de dicha reacción es la combinación de ácido clorhídrico e hidróxido sódico para formar agua y sal:

$$HCl + NaOH \rightarrow NaCl + H_2O$$

Equilibrio químico

Algunas reacciones químicas pueden ocurrir en ambas direcciones, como se vio previamente. Cuando los cambios netos cesan se dice que la reacción ha alcanzado el equilibrio. En la reacción

$$A + B \rightleftharpoons C + D$$

el punto de equilibrio se alcanza cuando el número de moléculas de C y D que se convierten en A y B es el mismo que el de moléculas de A y B que se transforman en C y D.

La concentración de reactivos no tiene que igualar necesariamente la concentración de los productos para que podamos hablar de equilibrio; éste viene definido por la igualdad de las *velocidades* de reacción en los dos sentidos. Consideremos la reacción anterior. Las diferentes longitudes de las flechas indican que en el equilibrio existen más productos C y D que reactivos A y B. Si en un principio sólo existen moléculas de A y B entonces se inicia la reacción hacia la derecha, produciéndose C y D a partir de A y B. La Figura A-13 muestra los cambios relativos en las concentraciones mientras se desarrolla la reacción. Debido a que se van acumulando C y D, la velocidad inversa de reacción aumenta, y también, la velocidad de la reacción directa decrece, ya que A y B también decrecen. Después de

Tipos de reacciones

Las reacciones químicas se pueden clasificar en pocos tipos generales. El primero de ellos se puede expresar de la manera siguiente:

$$A + B \rightarrow AB$$

Un ejemplo de dicha reacción es la combinación de hidrógeno gas con oxígeno gas para producir agua:

$$2H_2 + O_2 \rightarrow 2\ H_2O$$

Una reacción también puede consistir en una disociación:

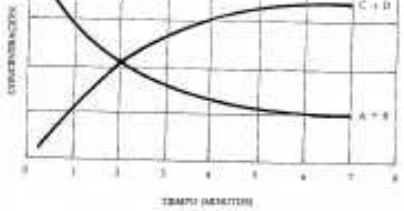
$$AB \rightarrow A + B$$

Por ejemplo, la ecuación correspondiente a la síntesis de agua puede ser invertida para mostrar la disociación del agua en sus componentes:

$$2H_2O \rightarrow 2H_2 + O_2$$

Esto indica que la disociación de moléculas de agua produce los gases hidrógeno y oxígeno.

tro" y *ergon*, "trabajo"), ya que ésta debe ser añadida. Por otro lado, una reacción que libera energía es una reacción *exergónica*. Una reacción endergónica puede ser entendida como una reacción "cuesta arriba" mien-



A-13
Gráfico de los cambios de concentraciones de reactivos y productos de una reacción reversible. En un principio sólo existen moléculas de A y B. La reacción se inicia cuando A y B empiezan a dar los productos C y D. A los dos minutos las concentraciones de A + B y C + D son iguales. Mientras continúa la reacción, la concentración de C + D sigue aumentando hasta alcanzar el punto de equilibrio químico (que se alcanza a los seis minutos), manteniéndose mayor que la concentración de A + B. Esta es la proporción en la cual las velocidades de reacción directa e inversa son equivalentes.

unos seis minutos, las velocidades se igualan, y ya no ocurren más cambios en las concentraciones. La proporción de A + B y C + D permanece constante, pero siempre existen más moléculas de C y D.

El factor energía

Aunque una ecuación química puede equilibrarse en términos de cantidad de sus componentes, a menudo se ignora un factor crucial –la indicación de los cambios energéticos que acompañan la reacción. Tal como se discutió anteriormente, los enlaces químicos son producto de las fuerzas eléctricas con que se atraen los átomos para formar moléculas. Según la intensidad de dichas fuerzas puede decirse que cada compuesto tiene un contenido energético particular, o *energía de enlace* (Figura A-14). La energía total de enlace de un compuesto puede definirse como la energía necesaria para degradar dicho compuesto a sus átomos constituyentes. Debido a que todas las reacciones químicas suponen el reordenamiento de enlaces químicos, ello viene acompañado por cambios de energía. La mayoría de las reacciones químicas resultan en la disipación de energía al ambiente.

Consideremos, por ejemplo la combustión del metano, representada por la ecuación siguiente:

$$CH_4 + 2O_2 \rightarrow CO_2 + 2H_2O$$

A-13 (continuación)

Gráfico de los cambios de concentraciones de reactivos y productos de una reacción reversible. En un principio sólo existen moléculas de A y B. La reacción se inicia cuando A y B empiezan a dar los productos C y D. A los dos minutos las concentraciones de A + B y C + D son iguales. Mientras continúa la reacción, la concentración de C + D sigue aumentando hasta alcanzar el punto de equilibrio químico (que se alcanza a los seis minutos), manteniéndose mayor que la concentración de A + B. Esta es la proporción en la cual las velocidades de reacción directa e inversa son equivalentes.

Tabla métrica

	UNIDAD FUNDAMENTAL	UNIDAD	VALOR NUMÉRICO	SÍMBOLO	EQUIVALENCIA INGLESA
Area		hectárea	10.000 m^2	ha	2.471 acres
Longitud	metro			m	39,37 pulgadas
		kilometro	1.000 (10^3)m	km	0,62137 milla
		centímetro	0,01 (10^{-2}) m	cm	0,3937 pulgada
		milímetro	0,001 (10^{-3}) m	mm	
		micrómetro	0,000001 (10^{-6}) m	µm	
		milimicra	0,000000001 (10^{-9}) m	nm (mµ)	
		angstroni	0,0000000001 (10^{-10}) m	Å	
Masa	gramo			g	0,03527 onza
		kilogramo	1.000 g	kg	2.2 libras
		miligramo	0,001 g	mg	
		microgramo	0,000001 g	µg	
Tiempo	segundo			s	
		milisegundo	0,001 sec	ms	
		microsegundo	0,000001 sec	µs	
Volumen (para sólidos)	metro cúbico			m^3	35.314 pies cúbicos
		centímetro cúbico	0,000001 m^3	cm^3	0,061 pulgada cúbica
		milímetro cúbico	0,000000001 m^3	mm^3	
Volumen (para líquidos)	litro			l	1,06 cuartos
		mililitro	0,001 litro	ml	
		microlitro	0,000001 litro	µl	

Escala de conversión de temperaturas

Clasificación de los organismos

Existen distintas alternativas en el modo de clasificar los organismos. La que aquí presentamos sigue el esquema general que se presentó en el Capítulo 10, según la cual los organismos se dividen en cinco grandes grupos, o reinos: Monera, Protista, Animalia, Fungi y Plantae. Las categorías taxonómicas más importantes son reino, división (phylum), clase, orden, familia, género y especie.

En la clasificación que sigue se incluyen las divisiones de Protista, excepto aquellas que se consideran Protozoos, Fungi y Plantas. También se incluyen algunas clases que han tenido un tratamiento especial en este libro, aunque la lista de ellas dista mucho de ser completa. El número de especies que se da para cada grupo consiste en la estimación de las especies vivas que han sido descritas y nombradas. Tan sólo se incluyen los grupos con representantes vivos. Los virus no se incluyen en este Apéndice, pero están tratados en el Capítulo 12.

REINO MONERA

Las bacterias: células procarióticas que carecen de membrana nuclear, plastos, mitocondrias y otros orgánulos con membranas; presentan flagelos con la fórmula 9 más 2. Las bacterias son unicelulares, aunque algunas veces forman agregados en filamentos u otros cuerpos que aparentan ser pluricelulares. Se nutren principalmente por absorción, pero algunos grupos son fotosintéticos o quimiosintéticos. Su reproducción es principalmente asexual, mediante fisión o gemación, aunque en algunas circunstancias se puede dar un intercambio de fragmentos de moléculas de DNA entre distintas células. Pueden ser inmóviles o bien con locomoción por deslizamiento o por flagelos simples.

En la actualidad se reconocen unas 2.500 especies de bacterias y organismos similares, pero probablemente este número sólo sea una pequeña fracción del total. El reconocimiento de las especies no se realiza del mismo modo que en los eucariotas, y se basa fundamentalmente en características metabólicas. Uno de los grupos, la Clase Rickettsiae, no se ha incluido en la estimación dada. Se trata de unos pequeños organismos parecidos a bacterias; son principalmente parásitos de artrópodos, con un número de especies de decenas de miles según los criterios de clasificación que se utilicen.

Todavía no se ha propuesto una clasificación satisfactoria del reino Monera, pero dos de los grupos reconocidos son las arqueobacterias y las cianobacterias. Las bacterias productoras de metano, o arqueobacterias, son anaerobios estrictos que producen metano a partir del dióxido de carbono y del hidrógeno; también son capaces de reducir el azufre elemental para formar ácido sulfhídrico. Aunque tienen morfologías muy diversas (bacilos, cocos o espirilos; móviles o inmóviles) las arqueobacterias se emparentan bioquímicamente gracias a secuencias de bases similares en su rRNA. Por otro lado, las cianobacterias, antiguamente llamadas de forma errónea "algas verde-azuladas", poseen una fotosíntesis basada en la clorofila a. Las cianobacterias también tienen unos pigmentos accesorios que reciben el nombre de ficobilinas, como las algas rojas, cuyos cloroplastos probablemente deriven de cianobacterias simbióticas. Muchas cianobacterias pueden fijar el nitrógeno atmosférico en células especializadas llamadas heterocistes. Algunas cianobacterias pueden formar filamentos complejos u otro tipo de colonias. Aunque se han descrito alrededor de 7.500 especies, una estimación más real establece en 200 el número de especies de cianobacterias no simbióticas.

REINO FUNGI

Son organismos eucarióticos pluricelulares o raramente unicelulares en los que los núcleos coexisten en un micelio básicamente continuo; este micelio puede llegar a

REINO PROTISTA

Está formado por organismos eucarióticos unicelulares o pluricelulares. Los tipos de nutrición que presentan son la ingestión, la fotosíntesis y la absorción. En la mayoría de las divisiones existe una verdadera reproducción sexual. Pueden ser inmóviles o

ser septado en algunos grupos y en ciertos estadios del ciclo biológico. Los hongos son heterotróficos; obtienen sus nutrientes por absorción. Algunos miembros de las tres divisiones de hongos forman micorrizas, importantes relaciones simbióticas con las raíces de plantas. Los ciclos reproductivos incluyen típicamente ambos tipos de reproducción: sexual y asexual. Existen unas 100.000 especies válidas de hongos, aunque eventualmente se puedan encontrar muchas más. Algunas de ellas han recibido dos o más nombres; esto ocurre particularmente con los hongos que han sido clasificados como ascomicetes y como hongos imperfectos.

DIVISIÓN

DIVISIÓN ZYGOMYCOTA: Son hongos terrestres con hifas septadas únicamente durante la formación de las estructuras reproductoras. Sus paredes celulares contienen quitina como compuesto predominante. Esta clase incluye unas 600 especies descritas, de las cuales unas 100 forman parte de las endomicorrizas que se encuentran en aproximadamente el 80 % de todas las plantas vasculares.

DIVISIÓN ASCOMYCOTA: Son hongos terrestres y acuáticos con hifas septadas pero con los septos perforados; los septos completos separan únicamente las estructuras reproductivas, como por ejemplo esporas o gametangios. La quitina es predominante en sus paredes celulares. La reproducción sexual incluye la formación de una célula característica –el asco– en la cual tiene lugar la meiosis y la formación de las ascósporas. Las hifas de muchos ascomicetes se encuentran compactadas en "cuerpos" complejos que reciben el nombre de ascocarpos. Las levaduras son ascomicetes unicelulares que se reproducen asexualmente por gemación. Existen unas 30.000 especies de ascomicetes, además de unas 25.000 especies de hongos imperfectos, en los cuales no tiene lugar la reproducción sexual o no se conoce.

Líquenes: Los líquenes son asociaciones simbióticas entre ascomicetes y ciertos géneros de algas verdes o cianobacterias que se multiplican en el interior de la estructura hifal densa. (También existen alrededor de una docena de especies de basidiomicetes que forman asociaciones con algas, aunque éstos se encuentran más cerca de los basidiomicetos independientes y no se parecen a otros hongos formadores de líquenes.) Existen alrededor de 20.000 especies de líquenes descritas.

DIVISIÓN BASIDIOMYCOTA: A este grupo pertenecen hongos terrestres de hifas septadas pero con septos perforados; los septos completos separan únicamente las estructuras reproductivas, como, por ejemplo, las esporas. En las paredes celulares predomina la quitina. La reproducción sexual incluye la formación de los basidios, donde tiene lugar la meiosis y la formación de las basidiósporas. Los basidiomicetes son dicarióticos durante la mayor parte de su ciclo biológico, y a menudo existe una compleja diferenciación de "tejidos" en sus basidiocarpos. Los basidiomicetes son los componentes de la mayoría de las ectomicorrizas. Existen unas 25.000 especies descritas.

Clase Hymenomycetes. Son basidiomicetes que producen las basidiósporas en un himenio dispuesto en un basidiocarpo; las setas, los hongos coralinos o ramarias y las setas yesqueras u hongos en estante. Los basidios pueden ser aseptados (no divididos en su interior) o septados.

Clase Gasteromycetes. Son basidiomicetes que producen sus basidiósporas en el interior del basidiocarpo, donde se encuentran encerradas al menos durante una parte de su desarrollo; como ejemplos se cuentan los bejines o cuescos de lobo, las estrellas de tierra, los falos hediondos, y otros hongos relacionados.

Clase Teliomycetes. A esta clase corresponden basidiomicetes que no forman basidiocarpos y tienen basidios septados; por ejemplo, las royas y los tizones.

con motilidad debida a flagelos de fórmula 9 + 2. Los hongos, las plantas y los animales son grupos de organismos pluricelulares especializados que han derivado de los Protista. En este libro se han tratado los protistas heterotróficos (mohos acuáticos, mixomicetes, quitridiomicetes; las primeras cuatro divisiones) y los protistas autotróficos (las algas). Las características de las divisiones de los Protista se resumen en la Tabla 14-1 (página 233).

DIVISIÓN

DIVISIÓN OOMYCOTA: Mohos acuáticos (oomicetes) y organismos relacionados. Son organismos acuáticos o terrestres con células móviles características en algunos estadios de su ciclo biológico. Poseen dos flagelos, uno liso y otro barbulado. La pared celular se compone principalmente de celulosa o de polímeros similares, y la sustancia de reserva es el glucógeno. Existen alrededor de 475 especies.

DIVISIÓN CHYTRIDIOMYCOTA: Quitridiomicetes. Son organismos acuáticos, de nutrición heterótrofa, con células móviles características en ciertos estadios del ciclo biológico. Las células móviles tienen un único flagelo, barbulado, en posición posterior. La pared celular está compuesta de quitina, aunque también se pueden encontrar otros polímeros, y la sustancia de reserva consiste en el glucógeno. La división está formada por unas 750 especies.

DIVISIÓN ACRASIOMYCOTA: Reciben el nombre de mohos mucilaginosos celulares. Organismos heterotróficos formados por células individualizadas (llamadas mixamebas). En ocasiones, las mixamebas se concentran para formar un pseudoplasmodio, en el que mantienen su identidad individual. Como resultado final, el pseudoplasmodio evoluciona hacia la formación de un cuerpo fructífero. La reproducción sexual supone la formación de estructuras llamadas macroquistes. En primer lugar, las mixamebas se fusionan por pares, formando zigotos; posteriormente los zigotos atraen más mixamebas y las rodean. El principal modo de nutrición se basa en la ingestión. Existen diversos géneros, que cuentan con unas 65 especies en total.

DIVISIÓN MYXOMYCOTA: Mohos mucilaginosos plasmodiales. Organismos ameboides heterotróficos que forman plasmodios multinucleados de locomoción por deslizamiento en masa. Esta masa finalmente se diferencia en esporangios, cada uno de los cuales es multinucleado y da lugar a muchas esporas. En algunas ocasiones también se ha observado reproducción sexual. El modo predominante de nutrición consiste en la ingestión. Hay unas 450 especies.

DIVISIÓN CHRYSOPHYTA: Se conocen con el nombre de crisófitos. Son organismos autótrofos cuyos pigmentos son la clorofila *a*, la clorofila *c* y diversos carotinoides, entre los que se incluye la fucoxantina. La sustancia de reserva es un hidrato de carbono llamado crisolaminarina. No poseen pared celular o, en su caso, ésta consiste en celulosa con partículas de sílice en algunos casos, o de sílice en su totalidad, como en las diatomeas. Existen unas 6.650 especies vivientes.

Clase Chrysophyceae. Algas doradas. Representan un grupo diverso, con organismos principalmente unicelulares, la mayoría de ellos con flagelos; aunque otros no poseen flagelos, y también existen individuos ameboides. Muchas de estas algas carecen de una pared celular definida, pero tienen espículas o estructuras esqueléticas de sílice. Existen unas 500 especies.

Clase Xanthophyceae. Algas amarillo-verdosas. Son fundamentalmente algas unicelulares que tienen clorofila *a* y *c*, pero carecen de fucoxantina. La mayoría de estas algas son inmóviles, aunque existen algunas formas ameboides o flageladas. Unas 550 especies.

Clase Bacillariophyceae. Diatomeas. Esta clase está integrada por crisófitos con un caparazón doble de naturaleza sílica; sus dos cubiertas encajan una con otra como si se tratara de una caja. Las diatomeas tienen clorofilas *a* y *c*, así como fucoxantina. Algunas especies presentan locomoción mediante la secreción de microfibrillas mucilaginosas a través de un surco especializado llamado rafe. Existen unas 5.600 especies vivientes además de una gran cantidad de extinguidas.

DIVISIÓN PYRRHOPHYTA: Dinoflagelados. Son organismos autotróficos con clorofila *a*, clorofila *c* y carotinoides. La sustancia alimenticia de reserva es el almidón. La pared celular contiene celulosa. Esta división está formada por unas 1.100 especies, la mayoría de ellas biflageladas. Presentan los flagelos en posición lateral, uno de los cuatro, o más flagelos en posición apical y dirigidos hacia adelante. En la reproducción sexual a menudo se produce una alternancia de generaciones y la meiosis en la formación de las esporas. Los zigotos latentes son raros. Son predominantemente algas marinas.

cuales late en un surco que rodea al organismo. La reproducción sexual por lo general es isógama, aunque también se presenta la anisogamia. En los dinoflagelados se da una mitosis única. Muchos de estos organismos –en formas especiales, llamadas zooxantelas– son simbióticos de animales marinos, que contribuyen especialmente a la productividad de los arrecifes coralinos.

DIVISIÓN EUGLENOPHYTA: Euglenas. Aproximadamente un tercio de los 40 géneros de euglenófitos poseen cloroplastos, con clorofilas *a* y *b* y carotinoides; el resto son heterotróficos y en esencia se asemejan a los miembros del Phylum Zoomastigina, en cuya división estarían probablemente mejor situados. La sustancia alimenticia de reserva es el paramilo, un hidrato de carbono poco usual. Las euglenas suelen presentar un único flagelo en posición apical, liso, y una vacuola contráctil. La película flexible es muy rica en proteínas. Se desconoce la reproducción sexual. Existen unas 800 especies, la mayoría de las cuales son propias de agua dulce.

DIVISIÓN RODHOPHYTA: Algas rojas. Son principalmente algas marinas, caracterizadas por la presencia de clorofila *a* y ficobilinas. La sustancia de reserva es el almidón, y las paredes celulares se componen principalmente de celulosa o materiales pécticos, además de carbonato cálcico, presente en muchas especies. En ningún estadio de su complejo ciclo biológico presentan células móviles. El cuerpo vegetativo está formado por filamentos dispuestos densamente dentro de una matriz gelatinosa, pero sin llegar a diferenciarse raíces, hojas u tallo. Estas estructuras carecen de verdaderas células conductoras especializadas. Esta división está formada por unas 4.000 especies.

DIVISIÓN PHAEOPHYTA: Algas pardas. Son organismos pluricelulares, casi la totalidad marinos, caracterizados por la posesión de clorofila *a*, clorofila *c* y fucoxantina. El carbohidrato de reserva es la laminarina y las paredes celulares están formadas por una matriz celulósica y ácidos algínicos. Las células móviles son biflageladas, con un flagelo liso dirigido hacia adelante y un flagelo barbulado posterior. Existe una diferenciación de tejidos notable dentro de algunas de las algas de mayores dimensiones del orden Laminariales, las cuales poseen algunas células conductoras especializadas para transportar los productos de la fotosíntesis a las regiones menos iluminadas del organismo. Sin embargo, no llegan a presentar la diferenciación en hojas, raíces y tallo propia de las plantas vasculares. Existen unas 1.500 especies.

DIVISIÓN CHLOROPHYTA: Algas verdes. Organismos unicelulares o pluricelulares, fotosintetizadores, que se caracterizan por tener clorofila *a*, clorofila *b* y diversos carotinoides. El carbohidrato que se acumula como reserva energética es el almidón. Tan sólo las algas verdes y las plantas superiores, que proceden de las primeras, acumulan sus reservas en el interior de plastos. La pared celular de las algas verdes está formada por diversos polisacáridos, en algunas ocasiones celulosa. Las formas móviles tienen dos flagelos lisos en posición lateral o apical. Los géneros que presentan auténticas formaciones pluricelulares no llegan a exhibir patrones de diferenciación demasiado complejos. Los organismos pluricelulares han aparecido independientemente por lo menos en tres ocasiones y muy posiblemente muchos más. Existen unas 7.000 especies conocidas.

Clase Charophyceae. Algas verdes que incluyen organismos unicelulares, de poco número de células, filamentosos o parenquimatosos. En todas estas algas la división celular supone la formación del fragmoplasto –un sistema de microtúbulos perpendiculares al plano de división celular. La membrana nuclear desaparece durante la mitosis. Las células móviles, en el caso de que existan, son asimétricas y presentan dos flagelos, laterales o subapicales, que se extienden lateralmente formando un ángulo recto con la célula. La reproducción sexual siempre implica la formación de un zigoto latente. La meiosis es zigótica. Algunos miembros de esta clase se asemejan a plantas superiores mucho más que cualquier otro organismo. Predominan en los ambientes de agua dulce.

Clase Ulvophyceae. La división celular en este grupo se produce de modo similar a la de la clase Charophyceae, aunque la membrana nuclear persiste durante el curso de la mitosis. Las células móviles, si están presentes, son asimétricas y poseen dos,

Clase Chlorophyceae. En este grupo de algas la división celular es particular y se basa en la formación del ficoplasto –un sistema de microtúbulos paralelos al plano de división celular. La membrana nuclear persiste durante la mitosis, incluso durante la división de los cromosomas. Las células móviles, si se encuentran, son simétricas y poseen dos, cuatro, o más flagelos en posición apical y dirigidos hacia adelante. La reproducción sexual siempre implica la formación de un zigoto latente y la meiosis es zigótica. Predominan en los ambientes de agua dulce.

REINO PLANTAE

Las plantas son organismos pluricelulares autótrofos (algunos han evolucionado hasta ser heterótrofos) que poseen unos tejidos profundamente diferenciados. Todas las plantas presentan alternancia de generaciones, en la cual la fase diploide (esporófito) incluye al embrión, y la fase haploide (gametófito) produce los gametos por mitosis. Los pigmentos fotosintéticos y las sustancias de reserva son similares a los de las algas verdes. Las plantas son principalmente terrestres.

DIVISIÓN

DIVISIÓN BRYOPHYTA: Está constituido por hepáticas, antoceros y musgos. Los briófitos presentan gametangios pluricelulares protegidos por una cubierta estéril. Los gametos son biflagelados. Los gametófitos y esporófitos de los briófitos presentan complejos patrones de desarrollo; los tejidos conductores, que no resultan ser tan especializados como el xilema y el floema de las plantas vasculares, tan sólo se encuentran en los musgos. La mayor parte de la fotosíntesis de estos vegetales primitivos se lleva a cabo en el gametófito. Sobre éste se suele encontrar el esporófito, que depende del gametófito, al menos inicialmente. Existen alrededor de 16.000 especies.

Clase Hepaticae. Hepáticas. Pueden presentar gametófito talloso o foliioso, los rizoides son unicelulares, y el esporófito, que carece de estomas, presenta una estructura relativamente simple. Existen unas 6.000 especies.

Clase Anthocerotae. Antoceros. Presentan gametófitos talosos. El esporófito se desarrolla a partir de un meristema basal intercalar mientras las condiciones sean favorables. Existen estomas en los esporófitos. Esta clase está formada por unas 100 especies.

Clase Musci. Musgos. Los gametófitos son foliosos. Los esporófitos presentan diversos tipos de dehiscencia muy complejos. Los rizoides son pluricelulares. Los esporófitos cuentan con estomas. Existen unas 9.500 especies.

DIVISIÓN PSILOPHYTA: Psilófitos. Se trata de plantas vasculares homospóricas; uno de sus géneros posee apéndices similares a hojas en su tallo. Los dos géneros integrantes de esta división presentan esporófitos extremadamente simples, sin apenas diferencias entre la raíz y el tallo. Los gametos masculinos son móviles. Se reconocen dos géneros y varias especies.

DIVISIÓN LYCOPHYTA: Licopodios. Plantas vasculares homospóricas y heterospóricas caracterizadas por la presencia de microfilos; en apariencia, los licopodios son muy diversos. Todos los licopodios presentan sus gametos masculinos flagelados. Existen cinco géneros, con un total de unas 1.000 especies.

DIVISIÓN SPHENOPHYTA: Colas de caballo. Esta división consta de un solo género, *Equisetum*, de plantas homospóricas, con tallos articulados marcados por nodos conspicuos y sílbetes silíceos. Los esporangios se organizan en estróbilos que se sitúan en los ápices de los tallos. Las hojas son escamosas. Los gametos masculinos son flagelados. Actualmente existen 15 especies de colas de caballo.

DIVISIÓN PTEROPHYTA: Helechos. La mayoría son especies homospóricas, aunque existen algunos miembros heterospóricos. Todos los representantes presentan megafilos. El gametófito es relativamente independiente y normalmente fotosintético. Existen gametangios pluricelulares y las células espermáticas son móviles. La divi-

APÉNDICE D

Eras geológicas

DIVISIÓN CONIFEROPHYTA: Coníferas. Son gimnospermas, de crecimiento cambial activo y hojas simples; tanto óvulos como semillas están desprotegidos y los gametos masculinos no poseen flagelos. Es el grupo más común de gimnospermas. Existen alrededor de 50 géneros, con unas 550 especies.

DIVISIÓN CYCADOPHYTA: Cicas. Son gimnospermas de crecimiento cambial reducido y con hojas pinnadas, palmadas o parecidas a las hojas de los helechos. Los óvulos y semillas no están protegidos. Los gametos masculinos poseen flagelos aunque son llevados a las cercanías del óvulo por medio de un tubo polínico. Existen 10 géneros, con unas 100 especies.

DIVISIÓN GINKGOPHYTA: Ginkgo. Es una gimnosperma con crecimiento cambial evidente y hojas en forma de abanico. Las hojas presentan nervadura dicótoma abierta. Los óvulos y semillas no están protegidos. La cubierta de la semilla es carnosa. Los gametos masculinos son flagelados aunque son llevados a las cercanías del óvulo por medio de un tubo polínico. Existe una sola especie.

DIVISIÓN GNETOPHYTA: Gnetófitos. Sin gimnospermas que presentan muchos caracteres propios de las angiospermas, como los tubos cribosos; los gnetófitos son las únicas gimnospermas que presentan tubos cribosos. Los gametos masculinos no son flagelados. Existen tres géneros, muy diferenciados entre sí, y unas 70 especies.

DIVISIÓN ANTHOPHYTA: Corresponde a las plantas con flores. Son espermatófitos en los cuales los óvulos están encerrados en un carpelo y las semillas crecen dentro de los frutos. Por lo que respecta al aspecto vegetativo, las angiospermas son muy diversas, pero todas ellas se caracterizan por tener flores, que suelen ser polinizadas por insectos. Otros tipos de polinización, como la basada en el aire, han evolucionado posteriormente en diversas líneas. Los gametofitos son extremadamente reducidos, el femenino consta de sólo siete células en la madurez. Existe una doble fertilización de los dos gametos masculinos del microgametófito que da lugar al zigoto (gameto masculino y óvulo) y al núcleo primario del endosperma (gameto masculino y núcleos polares): la primera de las fecundaciones da lugar al embrión mientras que la segunda origina un tejido nutritivo llamado endosperma. Existen alrededor de 235.000 especies.

Clase Monocotiledóneas. Las piezas florales normalmente se organizan en múltiplos de tres. La nervadura de las hojas es usualmente paralela. Haces vasculares primarios dispersos en el tallo. No existe un crecimiento secundario real. Un solo cotiledón. Existen unas 65.000 especies.

Clase Dicotiledóneas. Las piezas florales se organizan en múltiplos de cuatro o cinco. La nervadura de las hojas se dispone normalmente en forma reticulada. Los haces vasculares primarios se disponen en el tallo en forma de anillo. Muchas de las especies presentan un cámbium vascular y crecimiento secundario. Dos cotiledones. La clase está formada por unas 170.000 especies.

Vale la pena mencionar aquí algunos de los otros términos que se utilizan comúnmente en la descripción de los principales grupos de plantas. En los sistemas en los que las algas y los hongos se consideran vegetales, éstos se agrupan en un subreino, los Talófitos: se trata de organismos que no poseen una diferenciación completa de sus tejidos, en raíces, hojas y tallo, y tampoco poseen tejidos vasculares (xilema y floema). Los briófitos y las plantas vasculares se agrupan entonces en un segundo subreino, los Embriófitos, en los que el zigoto se desarrolla en un embrión pluricelular encerrado en un arquegonio o un saco embrionario. Todos los embriófitos se caracterizan por poseer una alternancia heteromórfica de generaciones.

A pesar de que ya no se utilizan en los esquemas formales de clasificación, algunos términos como "algas", "talófitos", "plantas vasculares" y "gimnospermas", mantienen su sentido en un aspecto informativo. Una clasificación aún más antigua divide las plantas en "fanerógamas", plantas con flores, y "criptógamas", plantas sin flores: estos términos todavía se utilizan ocasionalmente en la actua-

ERA*	PERÍODO*	ÉPOCA*	FORMAS DE VIDA	CAMBIOS CLIMÁTICOS Y FÍSICOS MÁS IMPORTANTES
CENOZOICO (65)	Cuaternario (2)	Reciente (0,01) Pleistoceno (2)	Edad de los seres humanos. Extinción de muchos de los grandes mamíferos y pájaros.	Clima fluctuante de frío a templado. Más de veintiuno avances y retrocesos glaciares; periodo final de la formación de muchas cordilleras montañosas.
	Terciario (65)	Plioceno (5,1)	Aridez. Formación de desiertos; el clima se diversifica. Aparición de los primeros hominidos.	Periodo más frío. Formación de muchas cadenas montañosas. Glaciación muy extensa en el hemisferio Norte. Unión de América del Norte y Sudamérica por surgimiento de Panamá.
		Mioceno (24,6)	Extensión de praderas y retracción de bosques. Animales herbívoros, monos.	Moderado. Se inicia de nuevo una gran glaciación en el hemisferio Sur.
		Oligoceno (38)	Mamíferos herbívoros, primates semejantes a monos; aparición de muchos géneros de plantas actuales.	Formación de los Alpes y el Himalaya. El continente sudamericano se separa de la Antártida. Formación de volcanes en las Montañas Rocosas.
		Eoceno (54,9)	Amplia extensión de mamíferos y aves; formación inicial de praderas.	Templado a tropical. Australia se separa de la Antártida. India colisiona con el continente asiático.
		Paleoceno (65)	Primeros mamíferos insectívoros y primates.	Templado a frío. Desaparición de extensos mares continentales poco profundos.
MESOZOICO (248)	Cretácico (144)		Aparición de angiospermas y muchos grupos de insectos, llegando a ser dominantes. Edad de los reptiles. Extinción de los dinosaurios al final del periodo.	Clima tropical a subtropical generalizado. Se separan los continentes africano y sudamericano.
	Jurásico (213)		Gimnospermas, especialmente cicas. Aparecen las aves.	Templado. Continentes poco elevados, con grandes áreas cubiertas de mares.
	Triásico (248)		Grandes bosques de gimnospermas y helechos. Primeros dinosaurios y primeros mamíferos.	Continentes montañosos, unidos en un gran continente. Grandes extensiones áridas.
PALEOZOICO (590)	Pérmico (286)		Origen de coníferas, cicas y ginkgos; decaimiento de los primeros tipos de bosque. Los reptiles se diversifican.	Extensa glaciación en el hemisferio Sur. Aparición de los Montes Apalaches. Aridez generalizada.
	Carbonífero (360) Pennsylvaniense (320) Mississippiense (360)		Aparición de los anfibios en ambientes terrestres; los bosques aparecen y se hacen dominantes. Origen de insectos y reptiles. Edad de los anfibios.	Cálido, con pocas variaciones estacionales; tierras bajas, pantanosas, con formación de depósitos carboníferos.
	Devónico (408)		Edad de los peces. Desarrollo de las plantas terrestres, extinción de las primeras plantas vasculares.	Tierras cubiertas en su mayor parte por los océanos. Montañas en regiones locales.
	Silúrico (438)		Este periodo se inicia con un proceso de extinción generalizado. Primeros fósiles de plantas. Primeros peces con mandíbulas.	Templado. Continentes por lo general llanos.
	Ordovícico (505)		Este periodo se inicia con una extinción generalizada. Crustáceos fósiles más antiguos. Diversificación de los moluscos. Posible invasión del ambiente terrestre por las plantas. Primeros hongos.	Templado. Mares poco profundos, continentes llanos. Los mares cubrían la mayor parte de los actuales Estados Unidos.
	Cámbrico (590)		Evolución de esqueletos externos en animales. Evolución explosiva de grandes grupos o divisiones. Evolución de los cordados.	Templado. Grandes mares cubrieron los actuales continentes.
PRECÁMBRICO (4500)			Origen de la vida (al menos 3.500 millones de años). Origen de las eucariotas, al menos 1.500 millones de años. Aparición de animales pluricelulares, unos 700 millones de años.	Formación de la corteza terrestre y comienzo de los movimientos continentales.

Glosario

Å: *Ver* ángstrom.

a- (Gr. *a-*, *an*, sin): Prefijo que niega lo que sigue en la palabra; "an-" antes de vocal.

abscisión: Caída de las hojas, flores, frutos, o cualquier otra parte del vegetal. Normalmente tiene lugar después de la formación de una zona de abscisión.

ácido: Sustancia que se disocia en el agua, liberando iones hidrógeno (H^+) y provoca de esta forma un incremento relativo de la concentración de estos iones; solución con pH inferior a 7; dador de protones; opuesto a base.

ácido abscisico (L. *abscissus*, cortar): Hormona vegetal que provoca el letargo de las yemas, mantiene el letargo de las semillas, está implicada en el gravitropismo de las raíces y provoca el cierre de los estomas, entre otros efectos.

ácido desoxirribonucleico (DNA): Portador de la información genética; compuesto por cadenas de fosfato, moléculas de azúcar (desoxirribosa) y purinas y pirimidinas; es capaz de autoreplicarse, así como de determinar la síntesis de RNA.

ácido indolacético, o IAA: Auxina de origen natural, un tipo de hormona vegetal.

ácido nucleico: Ácido orgánico formado por complejos nucleótidos enlazados; los dos tipos son el ácido desoxirribonucleico (DNA) y el ácido ribonucleico (RNA).

ácido ribonucleico (RNA): Tipo de ácido nucleico formado a partir del DNA cromosómico e implicado con la síntesis de proteínas; compuesto de cadenas de fosfato, moléculas de azúcar (ribosa), y purinas y pirimidinas; el RNA es el material genético de muchos tipos de virus.

acineto: Célula vegetativa de las cianobacterias que se transforma en espora de resistencia de paredes gruesas.

aclimatación: Proceso mediante el cual una planta se prepara para pasar el invierno por medio de diversos mecanismos físicos y fisiológicos.

acoplamiento quimiosmótico: Acoplamiento de la síntesis de ATP al transporte de electrones por vía de un gradiente electroquímico de iones H^+ a través de una membrana.

actinomorfa (Gr. *aktís*, rayo de luz, + *morphe*, forma): Dícese del tipo de flores que pueden ser divididas en dos partes iguales en más de un plano longitudinal; también se dice que estas flores tienen simetría radial o regular; *ver* zigomorfa.

ad- (L. *ad-* hacia): Prefijo que significa "hacia".

adaptación (L. *adaptare*, ajustarse, adaptarse): Peculiaridad en la estructura, fisiología o comportamiento de un organismo que le permite adaptarse a su ambiente.

adenina: Base derivada de la purina que se encuentra en el DNA, RNA y en derivados de nucleótidos como el ADP y el ATP.

adenosintrifosfato (ATP): Nucleótido formado por adenina, el azúcar ribosa y tres grupos fosfato; fuente principal de energía química del metabolismo. Al hidrolizarse, el ATP pierde un fosfato y se convierte en adenosindifosfato (ADP), liberando energía capaz de ser utilizada.

adhesión (L. *adhaerere*, adherirse a): Situación en la que dos objetos o materiales diferentes permanecen juntos.

adnato (L. *adnatus*, crecer juntos): Dícese de las estructuras que siendo diferentes, como estambres y pétalos, se encuentran fusionadas; *ver* también connato.

ADP: *Ver* adenosintrifosfato.

adsorción (L. *ad-*, hacia, + *sorbere*, sorber): Adhesión de un líquido, un gas o una sustancia disuelta a un sólido, produciendo una mayor concentración de la sustancia.

adventicio (L. *adventicius*, que no pertenece completamente a): Dícese de la estructura que surge en un lugar inusual, como las yemas que no se forman en las axilas de las hojas o las raíces que crecen a partir de tallos u hojas.

aerobio (Gr. *aer*, aire, + *bios*, vida): Necesitado de oxígeno libre.

agar: Sustancia gelatinosa derivada de ciertas rodofíceas, utilizada como agente solidificante en la preparación de medios nutritivos para el cultivo de microorganismos.

agrupación en tándem: Copias múltiples del mismo gen adosadas en serie.

albura: Porción externa del leño de un tallo o tronco, habitualmente se distingue del duramen por su color más pálido, es donde tiene lugar la conducción activa de agua.

álcali (Árabe *algali*, cenizas de la planta Salsola kali o Nieba del jabón): Sustancia con propiedades de marcado carácter básico.

alcalino: Relativo a las sustancias que liberan iones hidroxilo (OH^-) en el agua, con un pH superior a 7.

alcaloides: Compuestos con anillos nitrogenados producidos por los vegetales y que son activos fisiológicamente en los vertebrados. Muchos alcaloides tienen un sabor amargo y algunos son venenosos; algunos ejemplos son la nicotina, la cafeína y la estricnina.

alelo (Gr. *allélon*, el uno al otro, recíprocamente + *morphe*, forma): Uno de los dos o más posibles estados alternativos de un gen.

alelo dominante: Se dice que un alelo es dominante con respecto a un alelo alternativo si el homozigoto para el alelo dominante es

anatomía: Estudio de la estructura interna de los organismos; la morfología es el estudio de la estructura externa.

anatomía tipo Kranz (Alemán, *Kranz*, corona, guirnalda): Disposición en forma de corona de las células del mesófilo alrededor de una

aptitud: Contribución genética de un organismo a las generaciones futuras, en relación a las contribuciones de los organismos que viven en el mismo ambiente y que tienen diferentes genotipos. También se denomina valor adaptativo y adaptabilidad.

aquenio: Fruto simple, seco, indehiscente con una sola semilla cuya

axonomorfa o pivotante: Raíz primaria de una planta formada directamente a continuación del extremo de la raíz o radícula del embrión; forma una raíz principal rígida, adelgazada desde la que nacen pequeñas ramas laterales.

indiferenciable fenotípicamente del heterozigoto; se dice que el otro alelo es recesivo.

alelopatía (Gr. *allelon*, + *pathos*, sufrir): Inhibición de una especie vegetal causada por las sustancias químicas producidas por otro vegetal.

aleurona (Gr. *aleuron*, harina): Sustancia de naturaleza proteica, generalmente en forma de pequeños gránulos, que se encuentra en la capa de células exterior del endosperma del trigo y de otros granos.

alga: Término tradicional utilizado para denominar a un conjunto de organismos eucarióticos fotosintetizadores, no siempre emparentados entre sí, y que carecen de órganos sexuales pluricelulares (excepto en el caso de las carofíceas); las "algas verdeazuladas" o cianobacterias corresponden a uno de los grupos de bacterias fotosintetizadoras.

almidón: Hidrato de carbono complejo e insoluble, la principal sustancia nutritiva de reserva de las plantas; compuesto por un millar o más de unidades de glucosa.

alternación de generaciones: Ciclo reproductivo en el cual una fase haploide (n), el gametófito, produce gametos, los cuales, después de fusionarse a pares para dar lugar al cigoto, dan paso a una fase diploide (2n), el esporófito. Las esporas se producen por división meiótica en el esporófito y originan nuevos gametófitos, cerrando así el ciclo.

alternas: Dícese de las yemas o de las hojas cuando están dispuestas de tal forma que sólo hay una yema o una hoja en cada nudo.

alveolo: Ver puntuación.

alveolo areolado: Alveolo en el cual la pared secundaria se arquea sobre la membrana alveolar.

ameboide (Gr. *amoibe*, cambio): Movimiento o alimentación mediante pseudópodos (protuberancias citoplasmáticas temporales).

amento: Inflorescencia en forma de espiga formada por flores unisexuales; se encuentra sólo en plantas leñosas.

amilasa: Enzima que fragmenta el almidón en unidades menores.

amiloplasto: Leucoplasto (plastos incoloros) que produce gránulos de almidón.

aminoácidos (Gr. *Amnon*, dios solar de los egipcios, nerui de cuyo templo se prepararon por primera vez las sales de amonio, a partir de excrementos de carnero). Ácidos orgánicos nitrogenados, que constituyen las unidades o "ladrillos", que forman las moléculas de proteínas.

amonificación: Descomposición de los aminoácidos y de otros compuestos orgánicos nitrogenados, en la que se producen amoníaco (NH_3) y iones amonio (NH_4^+).

an-: Ver a-.

anabolismo (Gr. *ana*, hacia arriba, + *-bolism* (como en metabolismo): Parte constructiva del metabolismo; conjunto de reacciones químicas implicadas en la biosíntesis.

anaerobio (Gr. *an-*, sin, + *aer*, aire, + *bios*, vida): Cualquier proceso que puede ocurrir en ausencia de oxígeno, u organismo que puede vivir sin oxígeno; los organismos anaerobios estrictos no pueden sobrevivir en presencia de oxígeno.

anaerobio obligado: Organismo metabólicamente activo tan sólo en ausencia de oxígeno.

anafase (Gr. *ana*, lejos, + *phasis*, forma): Fase de la mitosis en la que las cromátidas de cada cromosoma se separan y se desplazan hacia polos opuestos; fases similares de la meiosis en las cuales las cromátidas o los pares de cromosomas se separan.

análogo (Gr. *analogos*, proporcionado): Se aplica a las estructuras que son similares en función pero diferentes en su origen evolutivo, como por ejemplo los filodios de una especie australiana del género Acacia y las hojas de un roble.

andro- (Gr. *andros*, hombre): Prefijo que significa masculino.

androceo (Gr. *andros*, hombre, + *oikos*, casa): (1) Verticilo floral correspondiente a los estambres; (2) en las hepáticas foliosas, vaina tubular que rodea a los anteridios. (También llamado perigonio en los briófitos.)

anfi- (Gr. *amphi-*, en ambos lados): Prefijo que significa "ambos", "en ambos lados", o "de los dos tipos".

angiosperma (Gr. *angios*, vasija, + *sperma*, semilla): Literalmente, semilla nacida en una vasija (carpelo); consecuentemente, se aplica al grupo de plantas cuyas semillas se encuentran encerradas en un ovario maduro (fruto).

ángstrom (en memoria de A.J. Ångstrom, físico sueco, 1814-74). Unidad de longitud igual a 10^{-10} metros; se abrevia Å.

anillo: En los helechos, fila de células especializadas en el esporangio; en los agaricales, el remanente del velo interno que forma un anillo en el pie.

anillo anual de crecimiento: En la madera, capa de crecimiento formada durante un solo año; ver también capa de crecimiento.

anillo de crecimiento: Capa de crecimiento del sistema secundario o del floema secundario vista en sección transversal; puede recibir el nombre de incremento de crecimiento, especialmente cuando se observa en una sección que no es transversal.

anión (Gr. *aniemai*, subir): Ion cargado negativamente.

anisogamia (Gr. *aniso*, desigual, + *gamia*, casamiento): Condición de poseer gametos móviles diferentes.

anthera (Gr. *anthos*, flor): Parte del estambre portadora del polen.

anteridio: Órgano unicelular o pluricelular en el que se producen los espermatozoides.

anteridióforo (Gr. *anthos*, flor, + *phoros*, portador): En algunas hepáticas, pie portador de los anteridios.

anterior: Situado antes o hacia la parte delantera.

antibiótico (Gr. *anti*, opuesto o contrario, + *bios*, pertenecientes a la vida): Sustancias orgánicas de origen natural que remedan o evitan el crecimiento de organismos; generalmente se utiliza para designar sustancias producidas por microorganismos que inhiben el crecimiento de otros microorganismos.

anticlinal: Perpendicular a la superficie.

antipodas: Tres (a veces más) células del saco embrionario maduro situadas en el extremo opuesto al micropilo.

antocianina (Gr. *anthos*, flor, + *kyanos*, azul oscuro): Pigmento azul o rojo soluble en agua que se encuentra en el jugo celular.

anual (L. *annalis*, año): Planta que completa su ciclo vital en una sola estación de crecimiento.

aparato de la oocélula: Conjunto de oocélula y células sinérgidas que se encuentran en el extremo micropilar del gametófito femenino, o saco embrional, de las angiospermas.

apareamiento de cromosomas: Asociación cara a cara de los cromosomas homólogos.

apomixis (Gr. *apo*, separado, lejano, + *mixis*, mezcla): Reproducción sin meiosis o singamia; reproducción vegetativa.

apoplasto (Gr. *apo*, lejano, + *plastos*, moldeado): El continuo de las paredes celulares de una planta o un órgano; el movimiento de sustancias a través de la pared celular recibe el nombre de movimiento o transporte apoplástico.

apotecio (Gr. *apotheke*, almacén): Ascocarpo con forma de copa abierta.

bulbo: Tallo corto subterráneo cubierto por las bases carnosas y emanchadas de hojas que contiene sustancias nutritivas almacenadas.

cariópside (Gr. *karyon*, nuez, + *opsis*, apariencia): Fruto indehiscente simple y seco portador de una sola semilla, con el pericarpo firmemente soldado a la cubierta seminal; grano característico de las gramíneas (familia Poaceae).

carnívoro: Que se alimenta de organismos animales en vez de vegetales.

capa de crecimiento: Capa de crecimiento del sistema secundario o del floema secundario vista en sección transversal; puede recibir el nombre de incremento de crecimiento, especialmente cuando se observa en una sección que no es transversal.

anión (Gr. *aniemai*, subir): Ion cargado negativamente.

anisogamia (Gr. *aniso*, desigual, + *gamia*, casamiento): Condición de poseer gametos móviles diferentes.

antera (Gr. *anthos*, flor): Parte del estambre portadora del polen.

anteridio: Órgano unicelular o pluricelular en el que se producen los espermatozoides.

anteridióforo (Gr. *anthos*, flor, + *phoros*, portador): En algunas hepáticas, pie portador de los anteridios.

anterior: Situado antes o hacia la parte delantera.

antibiótico (Gr. *anti*, opuesto o contrario, + *bios*, pertenecientes a la vida): Sustancias orgánicas de origen natural que remedan o evitan el crecimiento de organismos; generalmente se utiliza para designar sustancias producidas por microorganismos que inhiben el crecimiento de otros microorganismos.

anticlinal: Perpendicular a la superficie.

antipodas: Tres (a veces más) células del saco embrionario maduro situadas en el extremo opuesto al micropilo.

antocianina (Gr. *anthos*, flor, + *kyanos*, azul oscuro): Pigmento azul o rojo soluble en agua que se encuentra en el jugo celular.

anual (L. *annalis*, año): Planta que completa su ciclo vital en una sola estación de crecimiento.

aparato de la oocélula: Conjunto de oocélula y células sinérgidas que se encuentran en el extremo micropilar del gametófito femenino, o saco embrional, de las angiospermas.

apareamiento de cromosomas: Asociación cara a cara de los cromosomas homólogos.

apomixis (Gr. *apo*, separado, lejano, + *mixis*, mezcla): Reproducción sin meiosis o singamia; reproducción vegetativa.

apoplasto (Gr. *apo*, lejano, + *plastos*, moldeado): El continuo de las paredes celulares de una planta o un órgano; el movimiento de sustancias a través de la pared celular recibe el nombre de movimiento o transporte apoplástico.

apotecio (Gr. *apotheke*, almacén): Ascocarpo con forma de copa abierta.

arbóreo: Planta leñosa perenne generalmente con un solo tallo (tronco).

arbusto: Planta leñosa perenne de estatura relativamente baja, y que de forma típica presenta varios tallos surgiendo del suelo o próximos a él.

archi-, arqueo- (Gr. *arche*, *archos*, comienzo): Prefijo que significa "primero", "principal" o "el más temprano".

área cribosa: Una porción de la pared de un elemento criboso que contiene gran número de poros a través de los cuales los protoplastos de los elementos cribosos adyacentes se interconectan.

arilo (L. *arillus*, semilla, ovul): Cubierta suplementaria de la semilla, con frecuencia formada por una expansión de la base del rudimento seminal; a menudo esta colorada brillantemente, por lo que puede ayudar a su dispersión al atraer a los animales que lo comen y de esta forma transportan las semillas lejos de la planta paterna.

arquegonio: Órgano pluricelular en el cual sólo se produce una oocélula; se encuentra en los briófitos y en algunas plantas vasculares.

arquegoniróforo (Gr. *archegonos*, el primero de una raza, + *phoros*, portador): En algunas hepáticas, pie que porta los arquegonios.

artefacto (L. *ars*, arte, + *facere*, hacer): Producto que existe como consecuencia de agentes extraños, principalmente humanos, y que no tienen lugar en la naturaleza.

asco: Célula especializada, característica de los ascomicetes, en la cual dos núcleos haploides se fusionan para producir un zigoto que inmediatamente se divide por meiosis; cuando está maduro, el asco contiene las ascosporas.

ascocarpo (Gr. *askos*, vejiga, + *karpos*, fruto): Estructura pluricelular de los ascomicetes, tapizada interiormente por células especializadas denominadas ascos, en las cuales se produce la fusión nuclear y la meiosis. Los ascocarpos pueden ser abiertos o cerrados.

ascogonio: El órganito o gametangio femenino de los ascomicetes.

ascospora: Espora producida en el interior de un asco; se encuentra en los ascomicetes.

aseptado (Gr. *a-*, *ne*, + L. *septum*, valla): No septado, carente de paredes transversales.

átomo (Gr. *atomos*, individuo): Unidad más pequeña en la cual puede dividirse un elemento químico sin que pierda sus propiedades características.

ATP: Ver adenosintrifosfato.

ATP sintetasa: Enzima complejo que produce ATP a partir de ADP y de fosfato durante la fosforilación oxidativa que tiene lugar en la membrana mitocondrial interna.

auto- (Gr. *autos*, uno mismo): Prefijo que significa "uno mismo".

autoico (Gr. *autos*, + *oikos*, morada): En los hongos uredinales se dice de aquellos que completan su ciclo vital sobre plantas huésped de una sola especie.

autótrofo (Gr. *autos*, uno mismo, + *trophos*, alimentador): Organismo que es capaz de sintetizar las sustancias nutritivas que necesita a partir de sustancias inorgánicas existentes en su ambiente; ver también heterótrofo.

autorradiografía: Impresión fotográfica que deja una sustancia radiactiva cuando actúa sobre una película fotográfica sensible.

auxina (Gr. *auxein*, aumentar): Sustancia reguladora del crecimiento vegetal; controla la elongación celular, entre otros procesos.

axila (Gr. *axill*, axila): Ángulo superior situado entre una rama o el pecíolo de una hoja y el tallo a partir del cual crece.

axilar: Término que se aplica a las yemas o las ramas que se forman en la axila de una hoja.

bacilo (L. *bacillum*, bastón): Bacteria con forma de bastón.

bacteria: Organismo procariota.

bacterias fijadoras de nitrógeno: Bacterias del suelo que convierten el nitrógeno atmosférico en compuestos nitrogenados.

bacterias lisogénicas: Bacterias portadoras de virus (fagos) que finalmente se independizan del cromosoma bacteriano y desarrollan un ciclo activo de infección, produciendo la lisis de las bacterias huésped.

bacteriófago (Gr. *bakterion*, bastón pequeño, + *phagein*, comer): Virus parásito de células bacterianas.

banda de Caspary (Robert Caspary, botánico alemán): Región de la pared primaria con forma de banda y que contiene suberina y lignina; se encuentra en las paredes anticlinales –radiales y transversales– de las células endodérmicas.

banda preprofásica: Banda de microtúbulos en forma de anillo, que se encuentra justo debajo de la membrana plasmática, que delimita el plano ecuatorial del futuro huso mitótico de una célula que se prepara para dividirse.

base: Sustancia que se disocia en agua, produciendo un descenso en la concentración de iones hidrógeno (H^+), con frecuencia mediante la liberación de iones hidroxilo (OH^-); cuando están disueltas, las bases tienen un pH superior a 7; opuesto a "ácido".

base nitrogenada: Molécula que contiene nitrógeno y que posee propiedades básicas (tendencia a adquirir un átomo de H); purina o pirimidina; uno de los bloques estructurales de los ácidos nucleicos.

basidio: Célula reproductora especializada de los basidiomicetes, con frecuencia en forma de maza, en la cual tienen lugar la meiosis y la fusión nuclear.

basidiocarpo (L. *basidium*, pequeño pedestal, + *carpos*, fruto): Estructura pluricelular característica de los basidiomicetes, dentro de la cual se forman los basidios.

basidiospora: Espora de los basidiomicetes, producida y portada en el interior de un basidio después de la fusión nuclear y la meiosis.

baya: Fruto carnoso simple formado por la pared carnosa del ovario y por uno o más carpelos y semillas; las uvas, los tomates y los plátanos son ejemplos de bayas.

bi- (L., *bis*, doble, dos): Prefijo que significa "dos", "dos veces", o "con dos".

bienal: Planta que normalmente necesita dos estaciones de crecimiento para completar su ciclo biológico, floreciendo y fructificando en el segundo año.

bioma: Conjunto de comunidades terrestres que ocupan una amplia área geográfica y que está caracterizado por su clima y su suelo; constituye la mayor unidad ecológica.

biomasa: Peso seco total de los organismos de una determinada población, muestra o área.

biotecnología: Aplicación práctica de los avances en la investigación hormonal y en la bioquímica del DNA para manipular la genética de los vegetales.

biosfera: Zona de la atmósfera, litósfera e hidrósfera de la Tierra que está ocupada por los organismos vivos.

biótico: Relativo a la vida.

bivalente (L. *bis*, dos veces, + *valere*, ser fuerte): Par de cromosomas homólogos en zigopteno.

bráctea: Estructura modificada normalmente en forma de hoja pequeña.

briófitos: Miembros de una división de plantas no vasculares; son los musgos, las hepáticas y los antoceros.

células espermáticas; (2) en las angiospermas, célula del gametófito masculino que se divide para formar las dos células espermáticas.

célula inicial: (1) En las meristemas, célula que permanece indefinidamente en el interior del meristema y que al mismo tiempo, mediante divisiones, va añadiendo células al cuerpo del vegetal; (2) en los

centrómero (Gr. *kentron*, centro, + *meros*, parte): Porción del cromosoma que permanece conectado a las fibras del huso mitótico durante la división celular; también recibe el nombre de cinetocoro.

cicatriz foliar: Cicatriz dejada en un tallo cuando cae una hoja.

cadena trófica, red trófica: Cadena de organismos que existe en cualquier comunidad de forma que cada nivel de la cadena se alimenta del que se encuentra por debajo de él, y a su vez sirve de alimento al que se encuentra por encima; raramente hay más de seis niveles en una cadena, permaneciendo los autótrofos en la base y los mayores carnívoros en el extremo superior.

caduco o caducifolio: Que pierde las hojas en una determinada estación del año.

callaza (Gr. *chalaza*, tubérculo pequeño): Región de un óvulo o semilla donde el funículo se une a los tegumentos y a la nucela.

calíptra (Gr. *kalyptra*, recubrimiento para la cabeza): Capucha que cubre total o parcialmente la cápsula de algunas especies de musgos; está formada por la pared expandida del arquegonio.

calíptra (o cofia): Masa de células en forma de dedal que cubre y protege el ápice radical en crecimiento.

cáliz (Gr. *kalyx*, cáscara, copa): Conjunto de sépalos; verticilo más externo de la flor.

calva: Área limpia en una capa de células, resultante de la muerte o lisis por virus de las células contiguas.

caloría (L. *calor*, calor): Energía usual en forma de calor requerida para hacer aumentar 1 °C la temperatura de un gramo de agua. Al realizar medidas de metabolismo, se suele utilizar la kilocaloría o Caloría grande –total de energía necesaria para hacer aumentar 1 °C la temperatura de un kilo de agua.

calosa: Hidrato de carbono complejo sintetizado que es un componente habitual de la pared celular, asociado con los alveolos de los elementos cribosos; puede formarse como reacción a lesiones sufridas por los elementos cribosos o por células parenquimáticas.

callo (L. *callus*, piel dura): Tejido indiferenciado; término utilizado en los cultivos celulares, en los injertos y en las cicatrizaciones de las heridas.

CAM: *Ver* metabolismo ácido de las crasuláceas.

cámbium (L. *cambiare*, intercambiar): Meristemo que da origen a filas paralelas de células; generalmente aplicado al cámbium vascular y al cámbium suberógeno, o felógeno.

cámbium fascicular: Cámbium vascular originado a partir de un haz vascular o fascículo.

cámbium interfascicular: Cámbium vascular que se origina entre los haces vasculares a partir del parénquima interfascicular.

cámbium suberógeno o felógeno: Meristemo lateral que da lugar a la peridermis, produciendo súber (feloderma) hacia la superficie (exterior) de la planta y feloderma hacia el interior; común en los tallos y en las raíces de las gimnospermas y de las dicotiledóneas.

cámbium vascular: Envoltura cilíndrica de células meristemáticas, la división de las cuales produce floema secundario y xilema secundario.

capa de crecimiento: Capa de crecimiento del xilema secundario o del floema secundario; ver también anillo anual.

capacidad de campo: Porcentaje de agua que un determinado suelo puede retener frente a la acción de la gravedad.

cápsida: Cubierta proteica de un virión o partícula vírica.

cápsula: (1) En las angiospermas, fruto dehiscente que se forma a partir de dos o más carpelos; (2) cubierta mucilaginosa que se encuentra rodeando las células de algunas bacterias; (3) esporangio de los briófitos.

carga del floema: Proceso por el cual las sustancias (azúcares primarios) son secretados activamente hacia los tubos cribosos.

cariogamia (Gr. *karyon*, núcleo, + *gamos*, matrimonio): Unión de dos núcleos después de la plasmogamia.

carpelo (Gr. *karpos*, fruto): Una de las partes del ginoceo o verticilo más interno de la flor; cada carpelo encierra uno o más óvulos. El pistilo está formado por uno o varios carpelos.

carpogonio (Gr. *karpos*, fruto, + *gonos*, descendencia): En las algas rodofíceas, gametangios femeninos.

carpóspora: En las rodofíceas, protoplasto diploide que se encuentra en el interior de un carposporangio.

carposporangio (Gr. *karpos*, fruto, + *spora*, semilla, + *angeion*, vasija): En las rodofíceas, célula que contiene una carpóspora.

carotina (L. *carota*, zanahoria): Pigmento rojo, amarillo o anaranjado perteneciente al grupo de los carotinoides.

carotinoides: Tipo de pigmentos liposolubles que comprende a las carotinas (pigmentos amarillos y anaranjados) y a las xantofilas (pigmentos amarillos); se encuentran en los cloroplastos y en los cromoplastos de las plantas. Los carotinoides actúan como pigmentos accesorios en la fotosíntesis.

catabolismo (Gr. *katabolo*, echar abajo): Conjunto de reacciones químicas que producen la ruptura de compuestos complejos, liberando energía.

catalizador (Gr. *katalysis*, disolución): Sustancia que acelera la tasa de una reacción química pero sin que sea consumida en la reacción; los enzimas son catalizadores.

catión (Gr. *katienai*, descender): Ión cargado positivamente.

célula (L. *cella*, celda, habitación pequeña): Unidad estructural de los organismos; en los vegetales, las células constan de una pared celular y de un protoplasto.

célula acompañante: Célula especializada del parénquima asociada a un tubo criboso en el floema de las angiospermas y que provede de la misma célula madre que el tubo criboso.

célula albuminífera: Ciertas células parenquimáticas radiales y axiales del floema de las gimnospermas que se hallan estrechamente ligadas a las células cribosas tanto morfológica como fisiológicamente.

célula buliforme: Célula epidérmica de gran tamaño que se encuentra, junto con otras células del mismo tipo, formando hileras longitudinales en las hojas de las gramíneas; se cree que intervienen en el mecanismo de enrollamiento y desplieguе de las hojas.

célula colenquimática: Célula viva alargada que presenta una pared celular primaria irregularmente engrosada.

célula cribosa: Un elemento criboso largo y delgado con áreas cribosas relativamente poco especializadas y con extremos de las paredes delgadas y que carecen de placas cribosas; se encuentran en el floema de las gimnospermas y en las plantas vasculares inferiores.

célula de paso: Célula endodérmica de la raíz que retiene una pared fina y una banda de Caspary mientras que las otras células endodérmicas asociadas desarrollan paredes secundarias gruesas.

célula de transferencia: Célula parenquimática especializada con excrecencias internas de la pared celular que incrementan la superficie de la membrana citoplasmática; aparentemente funciona en la transferencia a corta distancia de solutos.

célula del tubo: En los gametófitos masculinos, o granos de polen, de las espermatófitos, la célula que da lugar al tubo polínico.

célula espermatógena: Célula del gametófito masculino, o grano de polen, de las gimnospermas, a partir de la cual se forman por mitosis dos células espermáticas.

célula generativa: (1) En muchas gimnospermas, célula del gametófito masculino que se divide para formar la célula pedicular y las

clase: Categoría taxonómica situada un rango entre la división y el orden. Una clase comprende uno o más órdenes, y pertenece a una determinada división.

cleistotecio (Gr. *kleistos*, cerrado, + *thekion*, receptáculo pequeño): Ascocarpo pequeño y esférico.

comunidad clímax: Estadio final en una sucesión; su naturaleza está determinada en gran medida por el clima y el suelo de la región.

concrecente: *Ver* connato.

conducto resinífero: Espacio intercelular parecido a un tubo revesti-

croma- (Gr. *chroma*, color): Prefijo que significa "color".

cromátida (Gr. *chroma*, color, + L. *-ida*, hija de): Una de las dos cadenas hijas de un cromosoma duplicado, las cuales se encuentran unidas por un solo centrómero.

des- (L. *de-*, negación, fuera): Prefijo que significa "privación", "negación", "inversión del sentido", por ejemplo, deshidratación significó eliminación de agua.

descomponedores: Organismos (bacterias, hongos, protistas hetero-

clina: Serie gradual de cambios en alguna de las características de una especie, frecuentemente relacionada con un cambio gradual del clima o de otro factor geográfico.

clon (Gr. *klon*, retoño): Población de células o individuos derivados por división asexual de una única célula o individuo; uno de los miembros de dicha población.

clonar: Producción de una línea celular o de un cultivo cuyos miembros se caracterizan por tener todos ellos una determinada secuencia específica de DNA; se trata de un elemento básico de la ingeniería genética.

cloroquina: Células parenquimáticas que contienen cloroplastos.

cloro- (Gr. *chloros*, verde): Prefijo que significa "verde".

clorofila (Gr. *chloros*, verde + *phyllon*, hoja): Pigmento verde de las células de las plantas, receptor de la energía luminosa en el proceso de la fotosíntesis; también se encuentra en las algas y en las bacterias fotosintéticas.

cloroplasto: Plasto donde se localizan clorofilas; lugar donde tiene lugar la fotosíntesis. Los cloroplastos se encuentran en las plantas y en las algas.

clorosis: Pérdida o deficiencia en el grado de desarrollo de la clorofila.

coalescencia (L. *coalescere*, crecer junto): Unión de partes florales de un mismo verticilo, como los pétalos entre sí.

coco (Gr. *kokkos*, baya): Bacteria esférica.

código genético: Sistema de tripletes de nucleótidos (codones) del DNA y del RNA que dictan la secuencia de aminoácidos de las proteínas; excepto en el caso de las tres señales de terminación, cada codón específica uno de los 20 aminoácidos.

codón: Secuencia de tres nucleótidos adyacentes de una molécula de DNA o de RNA mensajero, que constituye el código para un aminoácido, o para la terminación de una cadena polipeptídica.

coenzima: Molécula orgánica, o cofactor orgánico no proteínico, que juega un papel accesorio en los procesos catalizados por enzimas; con frecuencia actúan como donadores o receptores de electrones; el NAD+ y el FAD son dos coenzimas comunes.

cofactor: Uno o varios componentes no proteínicos requeridos por los enzimas para funcionar; muchos cofactores son iones metálicos, mientras que otros reciben el nombre de coenzimas.

cohesión (L. *cohaerere*, estar pegado): Atracción mutua de moléculas de la misma sustancia.

colénquima (Gr. *kolla*, cola, pegamento): Tejido de soporte o sostén compuesto por células colenquimáticas; se encuentra con frecuencia en regiones de crecimiento primario de los tallos y de algunas hojas.

coleoptilo (Gr. *koleos*, vaina, + *ptilon*, pluma): Vaina que encierra el meristema apical y los primordios foliares de los embriones de las gramíneas; frecuentemente se le considera como la primera hoja.

coleorriza (Gr. *koleos*, vaina, + *rhiza*, raíz): Vaina que envuelve la radícula en el embrión de las gramíneas.

coloide: Suspensión permanente de partículas finas.

combustibles fósiles: Restos alterados de organismos en otro tiempo vivos que se queman para obtener energía: petróleo, gas y carbón.

competencia: Interacción entre miembros de la misma población o de dos o más poblaciones de casa a obtener un recurso que todos ellos necesitan y que está disponible sólo en cantidad limitada.

compuesto: Combinación de átomos en una determinada proporción, y que se mantienen unidos por enlaces químicos.

comunidad: Conjunto de todos los organismos que viven en un ambiente común y que interaccionan entre sí.

do con células secretoras de resina (células epiteliales), y que contiene resina.

conidio (Gr. *konis*, polvo): Espora asexual fúngica que no está contenida en el interior de un esporangio; puede producirse aisladamente o en cadenas; la mayoría de los conidios son pluricelulares.

conidióforo: Hifa sobre la cual se desarrollan uno o varios conidios.

conífera: Árbol portador de conos.

conjugación: Fusión temporal de pares de bacterias, protozoos y de algunas algas y hongos durante la cual el material genético se transfiere de uno a otro individuo.

connato: Dícese de partes similares que están unidas o fusionadas, como los pétalos soldados de una corola tubular; ver también adnato.

cono: Ver estróbilo.

consumidor: En ecología, organismo que adquiere su alimento a partir de otro organismo.

corcho: Ver súber.

cormo: Tallo subterráneo engrosado, en posición erecta, en el cual se acumulan reservas, normalmente en forma de almidón.

corola (L. *corona*, corona): Conjunto de pétalos; normalmente corresponde al verticilo floral más conspicuamente coloreado.

corteza: Región del tejido fundamental de un tallo o de una raíz que se halla circunscrito externamente por la epidermis e internamente por el sistema vascular; región de tejido primario.

corteza externa: En los árboles viejos, la parte muerta de la corteza; la periderma más interna y todos los tejidos que la envuelven; también llamada ritidoma.

corteza interna: En los árboles más viejos, parte viva de la corteza; corteza situada en la parte más interna de la periderma.

corteza secundaria: Término que se aplica a todos los tejidos situados externamente al cambium vascular en un tallo leñoso; ver también corteza interna y corteza externa.

cotiledón (Gr. *kotyledon*, cavidad en forma de copa): Hoja de la semilla; en general tiene una función de reservas en las monocotiledóneas.

cotransporte: Transporte de membrana en el cual la transferencia de un soluto depende de la transferencia simultánea o secuencial de un segundo soluto.

crecimiento ilimitado: Crecimiento sin restricciones o límites que se da en los meristemas vegetativos apicales y que produce un número indeterminado de órganos laterales.

crecimiento limitado: Crecimiento de duración limitada, característico de los meristemas florales y de las hojas.

crecimiento primario: En las plantas, crecimiento que se origina en los meristemas apicales de los vástagos y las raíces, en contraposición con el crecimiento secundario.

crecimiento secundario: En las plantas, crecimiento derivado de los meristemas secundarios o laterales, los cambium suberógeno y vascular; el crecimiento secundario provoca un incremento periférico contrariamente al crecimiento primario que causa un aumento en la longitud.

cresta: Pliegues de la membrana interna de las mitocondrias, los cuales forman una serie de crestas en las que se sitúan las cadenas de transporte electrónico implicadas en la formación de ATP.

criptógama: Término arcaico utilizado para denominar a todos los organismos con excepción de las plantas con flor (fanerógamas), animales y protistas heterótrofos.

crisolaminarina: Producto de reserva de los crisófitos y las diatoceas.

cromatina: Complejo de DNA y proteínas que forma los cromosomas de las células eucarióticas y que se tiñe intensamente.

cromatóforo (Gr. *chroma*, color, + *phoros*, portador): En algunas bacterias, pequeña vesícula limitada por una membrana sencilla y que contiene pigmentos fotosintéticos.

cromoplasto: Plasto que contiene pigmentos diferentes a la clorofila; generalmente se trata de pigmentos carotinoides de color amarillo o anaranjado.

cromosoma (Gr. *chroma*, color, + *soma*, cuerpo): Orgánulo portador de los genes. Los cromosomas de los organismos superiores se visualizan como hebras o bastones de cromatina, la cual aparece en forma condensada durante la mitosis y la meiosis y se encuentran incluidos en un núcleo; los cromosomas de las bacterias están formados tan sólo por un círculo cerrado de DNA.

cromosomas homólogos: Cromosomas que están asociados por pares en la primera fase de la meiosis; cada miembro del par procede de un progenitor diferente.

cruzamiento de pruebas: Cruzamiento entre un dominante y un homozigótico recesivo, usado para determinar si el dominante es homozigótico o heterozigótico.

cuanto: La unidad fundamental de la energía luminosa.

cuantosoma (L. *quantus*, cuanto, + Gr. *soma*, cuerpo): Gránulos incrustados en las superficies internas de las lamelas de los cloroplastos; se cree que están implicados en las reacciones lumínicas de la fotosíntesis.

cubierta seminal: Capa externa de la semilla desarrollada a partir de los tegumentos del óvulo.

cuerpo basal: Orgánulo citoplasmático con capacidad autoreproductiva y forma cilíndrica a partir del cual crecen los cilios y flagelos; son idénticos en estructura al centriolo, el cual tiene un papel activo en la mitosis y en la meiosis de la mayoría de los animales y protistas.

cuerpo de Golgi: Ver dictiosoma.

cuerpo proalamelar: Cuerpo semicristalino que se halla en los plastos que han detenido su crecimiento por la ausencia de luz.

cuerpo secundario de la planta: Parte del cuerpo de la planta producida por el cambium vascular y suberógeno; formado por el sistema secundario, floema secundario y periderma.

cuerpo vegetal primario: Parte del cuerpo de la planta que surge de los meristemas apicales y de sus tejidos meristemáticos derivados; formado en su totalidad por tejidos primarios.

cultivar: Variedad de planta que sólo se encuentra en cultivo.

cultivo de tejidos: Técnica para mantener fragmentos de tejido animal o vegetal vivos en un medio después de extraídos del organismo.

cuticula: Capa cérea o grasa de la pared exterior de las células epidérmicas, formada por cutina y ceras.

cutina (L. *cutis*, piel): Sustancia grasa depositada en muchas paredes celulares de las plantas y en la superficie externa de las paredes de las células epidérmicas, donde se forma una capa conocida con el nombre de cuticula.

chupón: Brote producido por los ejes de algunas plantas y que origina una nueva planta; brotes enetos que tienen lugar desde la base de los tallos.

dehiscencia (L. *de*, hacia afuera, + *hiscere*, abrirse): Apertura de anteras, frutos o otras estructuras que permite la salida de los cuerpos reproductivos contenidos en dichas estructuras.

denso a los electrones: En microscopía electrónica, que no permite el paso a los electrones y por tanto aparece de color oscuro.

desmosómo: Conjunto de estructuras que forma los contornos de un tendedero que descompone la materia orgánica en moléculas de menor tamaño, las cuales vuelven a circular en el ecosistema.

desmotúbulo (Gr. *desmos*, atar, + *tubulus*, tubo pequeño): Túbulo que atraviesa un canal del plasmodesmo y une el retículo endoplasmático de dos células adyacentes.

desnitrificación: Conversión de nitratos a nitrógeno gaseoso; este proceso es realizado por unos pocos géneros de bacterias que viven en el suelo.

desoxirribosa (L. *deoxy*, pérdida de oxígeno, + ribosa, un tipo de azúcar): Azúcar de cinco carbonos con un átomo menos de oxígeno que la ribosa; componente del ácido desoxirribonucleico.

deuterio: Hidrógeno pesado; átomo de hidrógeno, cuyo núcleo contiene un protón y un neutrón. (El núcleo de la mayoría de los átomos de hidrógeno contienen tan sólo un protón.)

dicarión (Gr. *di*, dos, + *karyon*, nuez, núcleo): En los hongos, micelio con núcleos apareados; cada uno de los cuales, en general, procede de un progenitor diferente.

dicariótico: En los hongos, con pares de núcleos en el interior de las células o compartimentos.

dicotiledónea: Una de las dos clases de las angiospermas. Las dicotiledóneas se caracterizan por tener dos cotiledones, nervación foliar reticular y partes florales normalmente en múltiplos de cuatro o de cinco.

dicotomía: División o bifurcación de un eje en dos ramas.

dictiosoma: En los eucariotas, grupo de vesículas planas, con forma de disco, que con frecuencia se ramifican formando túbulos en sus bordes; son centros de recogida y empaquetamiento celular en lo que se refiere a las actividades secretoras; también reciben el nombre de cuerpos de Golgi. El término "aparato de Golgi" es utilizado para referirse al conjunto de todos los dictiosomas, o cuerpos de Golgi, de una determinada célula.

diferenciación: Proceso del desarrollo mediante el cual una célula relativamente indiferenciada experimenta una serie de cambios progresivos hasta convertirse en una célula especializada; especialización de las células y tejidos durante el desarrollo con el objeto de realizar determinadas funciones.

difusión (L. *diffundere*, echar, verter): Movimiento neto, como resultado del movimiento aleatorio de las moléculas individuales, de partículas suspendidas o disueltas desde una región con mayor concentración a otra región de menor concentración; este proceso tiende a distribuir las partículas de forma uniforme por todo el medio.

difusión facilitada: Transporte de solutos a través de un gradiente de concentraciones con ayuda de un transportador activo.

digestión: Conversión de alimentos complejos, generalmente insolubles, en formas simples, normalmente solubles, mediante acciones enzimáticas.

dimorfismo (Gr. *di*, dos, + *morphe*, forma): Condición de tener dos formas distintas, como las hojas fértiles y estériles de los helechos, o los tallos fértiles y estériles de los equisetos.

dioico (Gr. *di*, dos, + *oikos*, casa): Unisexual; que posee los elementos masculino y femenino (o estaminal y carpelar) sobre diferentes individuos de la misma especie.

diploide: Que tiene dos juegos de cromosomas; el número cromosómico 2n (diploide) es característico de la generación del esporófito.

disacárido: Hidrato de carbono formado por dos moléculas de azúcares sencillos unidos por un enlace covalente; la sacarosa es un ejemplo.

disolución: Usualmente líquido en el cual las moléculas de la sustancia disuelta, el soluto (por ejemplo, azúcar), se dispersan entre las moléculas del disolvente (por ejemplo, agua).

distal: Situado lejos del punto de referencia (normalmente la parte principal del cuerpo); opuesto a proximal.

distribución independiente: Ver segunda ley de Mendel.

división: Uno de los principales tipos de grupo utilizado por los botánicos en la clasificación de los organismos, equivale a los phyla de los animales y protistas heterótrofos; los reinos se dividen en divisiones (phyla).

aislada o combinada, compone prácticamente todos los materiales del universo.

elemento criboso: Célula del floema implicada en el transporte a larga distancia de las sustancias nutritivas; se clasifican en células cribosas y miembros de los tubos cribosos.

enzima: Proteína capaz de acelerar reacciones químicas específicas disminuyendo la energía de activación requerida, pero que permanece inalterada durante el proceso; catalizador biológico.

epi- (Gr. *epi*, sobre): Prefijo que significa "sobre", "por encima".

espiguilla: La unidad de la inflorescencia de las gramíneas; pequeño conjunto de flores de las gramíneas.

espina caulinar: Rama puntiaguda, leñosa y dura.

espina foliar: Estructura dura, de punta aguda, habitualmente una

división celular: División de una célula y de su contenido en dos partes aproximadamente iguales.

DNA: Ver ácido desoxirribonucleico.

DNA recombinante: Fragmentos de DNA procedentes de dos especies distintas, como un mamífero y una bacteria, unidos en el laboratorio en una sola molécula.

DNA satélite: Corta secuencia de nucleótidos repetida en forma de tandem muchos miles de veces; esta región del cromosoma posee una composición de bases concreta y no es transcrita.

doble fecundación: Fecundación del oocitocito y una célula espermática (que produce un zigoto 2n) simultánea a la fusión del segundo gameto masculino con el núcleo polar (que produce un núcleo primario del endosperma 3n), característica (salvo de indas las angiospermas.

dominancia apical: Influencia ejercida por una yema terminal al suprimir el crecimiento de las yemas laterales.

drupa (Gr. drypa, oliva madura): Fruto carnoso y simple formado a partir de un único carpelo, normalmente con una sola semilla, en el cual la cubierta interna del fruto es dura y puede quedar adherida a la semilla.

druza: Compuesto cristalino, más o menos esférico, formado por muchos cristales que sobresalen en su superficie; está compuesto por oxalato cálcico.

duramen: Madera no viva y en general de color oscuro en la cual no hay transporte de agua; se halla rodeada por la albura.

ecidio: En los hongos causantes de las royas, estructura en forma de copa en la que se forman las ecidiósporas.

ecidiospora (Gr. aitia, lesión, + spora, semilla): Espora binucleada de una roya fúngica, producida en un ecidio.

eco- (Gr. oikos, casa): Prefijo que significa "casa" o "hogar".

ecología: Estudio de las interacciones de los organismos entre sí y con su ambiente físico.

ecosistema: Sistema principal de interacciones que incluye tanto a los seres vivos como a su ambiente físico.

ecotipo (Gr. oikos, casa, + typos, imagen): Variedad de un organismo adaptada localmente y que se diferencia genéticamente de otros ecotipos.

ectoplasto: Ver membrana plasmática.

edáfico (Gr. edaphos, suelo): Relativo al suelo.

eje hipocótilo-raíz: El eje del embrión situado por debajo del cotiledón o cotiledones y que está formado por el hipocótilo y el meristema apical de la raíz o de la radícula.

elateres (Gr. elater, conductor): (1) Célula estéril alargada y con forma de hilo que se encuentra en el esporangio de las hepáticas (colabora en la dispersión de las esporas); (2) bandas higroscópicas con forma de maza que se encuentran adheridas a las esporas de los equisetos.

electrólito: Sustancia que se disuelve en iones en una solución acuosa y hace posible la conducción de una corriente eléctrica a través de dicha solución.

electrón: Partícula subatómica con carga negativa igual a la magnitud de la carga positiva de un protón, pero con una masa que representa 1/1837 de la del protón. Los electrones orbitan alrededor del núcleo del átomo, cargado positivamente, y determinan las propiedades químicas del átomo.

elemento: Sustancia compuesta por un único tipo de átomos; uno de los más de 100 diferentes tipos de materia natural o sintética que

elemento del tubo criboso: Uno de los componentes celulares de un tubo criboso; se encuentran de forma primaria en las fanerógamas y están íntimamente asociados con una célula acompañante.

elemento traqueal: Término general utilizado para denominar las células conductoras de agua en las plantas vasculares: traqueidas y tráqueas.

embriogénesis: Formación del embrión.

embrión: Esporofito joven, antes de iniciar el periodo de rápido crecimiento (en las plantas con semillas, esta fase corresponde a la germinación).

endergónico: Se refiere a una reacción química que requiere energía; opuesto a exergónico.

endo- (Gr. endo, dentro): Prefijo que significa "dentro".

endocarpo (Gr. endo, dentro, + karpos, fruto): Cubierta más interna de la pared del ovario maduro; o pericarpo.

endocitosis (Gr. endo, dentro, + kytos, recipiente): Incorporación de materiales en el interior de la célula por medio de invaginaciones de la membrana plasmática: si se trata de materiales sólidos, el proceso recibe el nombre de fagocitosis; si se trata de materiales disueltos, se denomina pinocitosis.

endodermis (Gr. endo, dentro; + derma, piel): Capa sencilla de células que forman una vaina alrededor de la región vascular de las raíces y de algunos tallos; las células endodérmicas se caracterizan por presentar una banda de Caspary y en las paredes radiales y transversales. En las raíces y los tallos de los esporofitos, la endodermis es la capa más interna de la corteza.

endogamia: Cruzamiento de plantas o animales emparentados; en plantas normalmente se realiza por autopolinizaciones repetidas.

endógeno (Gr. endon, dentro, + genes, nacer): Procedente de tejidos situados interiormente, como es el caso de las raíces laterales.

endonucleasa de restricción: Enzima que abre una molécula de doble hélice de DNA en una secuencia de bases particular.

endosperma (Gr. endon, dentro, + sperma, semilla): Tejido que contiene sustancias de reserva y que se forma a partir de la unión de un núcleo masculino y el núcleo polar de la célula central; acaba siendo digerido por el esporofito durante su crecimiento, ya sea antes o después de la maduración de la semilla; solamente se encuentra en angiospermas.

energía libre: Energía disponible para realizar un trabajo.

enlace covalente: Enlace químico formado entre átomos como resultado de compartir dos electrones.

enlace de hidrógeno: Enlace débil entre un átomo de hidrógeno unido a un átomo de oxígeno o de nitrógeno y otro átomo de oxígeno o de nitrógeno.

enlace peptídico: Tipo de enlace formado cuando dos unidades de aminoácido se unen por sus extremos con la pérdida de una molécula de agua; el enlace se forma siempre entre el grupo carboxilo (–COOH) de un aminoácido y el amino (–NH_2) del siguiente aminoácido.

entrecruzamiento (crossing-over): Intercambio de segmentos de material genético entre cromátidas de cromosomas homólogos durante la meiosis.

entramado microtrabecular: Entramado tridimensional formado por filamentos finos y que constituye la sustancia base de la célula.

entrenudo: Región del tallo situado entre dos nudos sucesivos.

entropía: Medida del desorden o aleatoriedad de un sistema.

envoltura nuclear: Membrana doble que rodea el núcleo de una célula.

epicótilo: Parte superior del eje de un embrión o plántula, por encima de los cotiledones (hojas seminales) y por debajo de la siguiente hoja o hojas.

epidermis: Capa más externa de células de las hojas y de los tallos y raíces (óvenes) de origen primario.

epidermis múltiple: Tejido compuesto por varias capas de células derivadas de la protodermis; tan sólo la capa más externa asume características de una epidermis típica.

epífito: Organismo que crece sobre otro organismo pero sin parasitarlo.

epígina (Gr. epi, sobre, + gyne, mujer): Disposición floral en la cual los sépalos, pétalos y estambres crecen aparentemente del extremo superior del ovario; contrario a hipógina.

epistático (Gr. epistasis, detención): Término utilizado para describir un gen cuya acción modifica la expresión fenotípica de un gen de otro locus diferente.

equilibrio puntuado: Modelo de cambio evolutivo que propone que hay largos periodos de tiempo con poco o ningún cambio interrumpido por breves intervalos de cambios rápidos.

escama seminífera: En algunas coníferas, el apéndice o escama en la cual está situado el óvulo.

escarificación: Proceso de ruptura o reblandecimiento de la cubierta de una semilla para acelerar la germinación.

esclereida (Gr. skleros, duro): Célula esclerenquimática con una pared secundaria grueso y lignificada con muchas punteaduras. Las esclereidas son variables en forma aunque típicamente no son muy largas; pueden o no estar vivas en la madurez.

esclerénquima (Gr. skleros, duro, + L. enchyma, infusión): Tejido de sostén compuesto por células esclerenquimáticas, incluyendo fibras y esclereidas.

escutelo (L. scutella, escudo pequeño): El único cotiledón de un embrión de gramínea, especializado en la absorción del endosperma.

esferosoma: Estructuras simples, esféricas, rodeadas de una membrana que se encuentran en el citoplasma de las células vegetales; muchas de las cuales contienen fundamentalmente lípidos y que aparentemente son centros de síntesis y almacén de lípidos.

especializado: (1) Referido a organismos, aquellos que poseen adaptaciones especiales para un hábitat en particular o para un modo de vida; (2) Referido a células, aquellas que poseen funciones particulares.

especie (L. spec, clase): Tipo de organismo; las especies son designadas mediante binomios escritos en cursiva.

especificidad: Exclusividad, como las proteínas de determinados organismos o los enzimas de reacciones particulares.

espectro de acción: Espectro de ondas luminosas que produce una determinada reacción.

espectro de absorción: Espectro de ondas luminosas absorbido por un determinado pigmento.

espermacio (Gr. sperma, esperma): En las algas rojas y algunos hongos, gameto masculino pequeño e inmóvil.

espermatangio (Gr. sperma, esperma, + L. tangere, tocar): En las algas rojas, célula que produce espermacios.

espermatófito (Gr. sperma, semilla, + phyton, planta): Planta con semillas.

espermatozoide: Gameto masculino madurio, habitualmente móvil y más pequeño que el gameto femenino.

espermogonio (Gr. sperma, esperma, + gonos, descendencia): En las royas, estructura que produce espermacios.

espiga (L. spica, cabeza de grano): Inflorescencia indefinida en la cual el eje principal es alargado y las flores son sésiles.

espirilo: (L. spira, espiral): Bacteria larga y retorcida en espiral.

espora: Célula reproductora, habitualmente unicelular, capaz de dar lugar a un adulto sin fusionarse con ninguna otra célula.

esporangio (Gr. spora, semilla, + angeion, vaso): Estructura hueca uni o pluricelular donde se producen las esporas.

esporangióforo (Gr. spora, semilla, + phoreein, llevar): Rama que soporta uno o más esporangios.

esporófilo: Hoja modificada u órgano foliáceo que soporta esporangios; aplicado a los estambres y carpelos de las angiospermas, frondes fértiles de los helechos y otras estructuras similares.

esporófito: Fase diploide (2n) productora de esporas en un ciclo vital caracterizado por una alternancia de generaciones.

esporopolenina: Sustancia resistente de la que está compuesta la exina, o pared externa, de las esporas o granos de polen.

esquizo- (Gr. schizein, dividir): Prefijo que significa "dividir".

esquizocarpo: Fruto seco con dos o más carpelos unidos que se abren en la madurez, separándose.

estado perfecto: Fase del ciclo vital de un hongo que incluye la fusión sexual y las esporas asociadas con tal fusión.

estambre (L. stamen, hilo): Parte de la flor que produce el polen, compuesto (habitualmente) de antera y filamento; colectivamente, los estambres constituyen el androceo.

estaminada: Relativo a una flor que posee estambres pero no carpelos funcionales.

estatolitos (Gr. statos, estacionario, + lithos, piedra): Sensores de la gravedad; granos de almidón u otros cuerpos en el citoplasma.

estela (Gr. stele, columna): Cilindro central, dentro de la corteza, de las raíces y los tallos de las plantas vasculares.

estigma (Gr. stizein, apoyo): Protuberancia pequeña y delgada del busdo que soporta una basidiospora.

estigma: (1) Región del carpelo que sirve de superficie receptora para los granos de polen y en la cual germinan; (2) mancha ocular sensible a la luz que se encuentra en algunos tipos de algas.

estilo (Gr. stylos, columna): Columna delgada de tejido que se desarrolla a partir del ápice del ovario y a través de la cual crecerá el tubo polínico.

estipite: Pedúnculo de soporte, como el pie de una seta o el pecíolo de una hoja de helecho.

estípula: Apéndice, a menudo foliáceo, que se presenta a cada lado de la zona basal de una hoja, o que abraza el tallo; en muchos tipos de fanerógamas.

estolón (L. stolo, vástago): Tallo que crece horizontalmente a lo largo de la superficie del suelo y que puede formar raíces adventicias, como por ejemplo en las plantas de fresa.

estoma (Gr. stoma, boca): Pequeña apertura rodeada de células oclusivas y situada en la epidermis de las hojas y de los tallos a través de dónde circulan los gases; también usado para referirse a todo el aparato estomático –las células oclusivas más el poro que rodean.

estratificación: Proceso de exposición de las semillas a bajas temperaturas durante un periodo de tiempo prolongado antes de intentar su germinación a más altas temperaturas.

estróbilo (Gr. strobilos, cono): Estructura reproductora formada por un cierto número de hojas modificadas (esporófilos) o de escamas portadoras de óvulos agrupadas terminalmente en un tallo; como, el estróbilo se encuentra en muchos tipos de gimnospermas, licopodiófitos y esfenófitos.

estroma (Gr. stroma, cualquier cosa que se extiende): Sustancia fundamental de los plastos.

etileno: Hidrocarburo simple que actúa como hormona vegetal en la maduración de los frutos; $H_2C{=}CH_2$.

etiolación (Fr. etioler, palidecer): Proceso que implica un aumento de la elongación de los tallos, un pobre desarrollo de las hojas y una ausencia de clorofila; se da en las plantas que crecen en la oscuridad

fecundación: Fusión de los núcleos de dos gametos para formar un zigoto diploide.

fecundación cruzada: Fusión de gametos procedentes de diferentes organismos; opuesto a autofecundación.

fitoplancton: Plancton autótrofo.

flagelo (L. flagellum, látigo): Orgánulo alargado y con forma de cordón que sobresale de la superficie celular. Los flagelos de las bacterias pueden realizar un movimiento rotatorio y consisten de una única fibra proteica; los flagelos de los eucariotas, que son estructuras

fosforilación oxidativa: Formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico; la fosforilación oxidativa tiene lugar en la cadena de transporte de electrones de las mitocondrias.

fósil (L. fossil, excavado): Restos, impresiones o mazos de un orga-

o en condiciones de luz muy baja.

esciaplasto: Plasto de una planta que crece en la oscuridad y que contiene un cuerpo prolamelar.

escariota (Gr. *es*, auténtico, + *karyon*, núcleo): Célula que posee un núcleo rodeado por una membrana, organulos limitados por membranas y cromosomas en los cuales el DNA está asociado a proteínas; organismo formado por este tipo de células. Los vegetales, los animales, los hongos y los protistas constituyen los cuatro reinos de eucariotas.

estela (Gr. *es-*, auténtico, + *stele*, columna): estela en la cual los tejidos vasculares primarios están dispuestos en cordones discretos alrededor de una médula; tipo de las gimnospermas y angiospermas.

evolución: Derivación de formas progresivamente más complejas a partir de antepasados simples. Darwin propuso que la selección natural es el principal mecanismo mediante el cual la evolución funciona.

evolución convergente (L. *convergere*, encontrarse): Desarrollo independiente de estructuras similares en organismos que no están directamente emparentados; con frecuencia se encuentran en organismos que viven en ambientes parecidos.

evolución paralela: Desarrollo de estructuras similares con funciones parecidas en dos o más líneas evolutivas como resultado de los mismos tipos de presiones selectivas.

exergónico (L. *ex*, fuera, + Gr. *ergon*, trabajo): Productor de energía, como algunas reacciones químicas; se aplica a las reacciones "cuesta abajo".

exina: Capa más externa de la pared de una espora o grano de polen.

exocarpo (Gr. *exo*, por fuera, + *karpos*, fruto): Capa más externa de la pared del ovario maduro, o pericarpo.

exón (Gr. *exo*, por fuera): Segmento de DNA que es transcrito a RNA y traducido a proteína; los exones son característicos de los eucariotas. Opuesto a intrón.

extensión de la vaina vascular: Grupo de células que se extiende desde la vaina vascular de un haz en el interior del mesofilo de la hoja hacia cualquiera de las epidermis superior e inferior; puede estar formada por células de parénquima, de colénquima o de esclerénquima.

F_1: Primera generación filial. Descendencia resultante de un cruzamiento. F_2 y F_3 son la segunda y tercera generaciones resultantes de cruzamientos similares.

fago: *Ver* bacteriófago.

fago atenuado: Virus bacteriano que puede permanecer latente en su célula bacteriana hospedante; en su estado latente (profago), se encuentra asociado con el cromosoma bacteriano y se replica junto a él.

fagocitosis: *Ver* endocitosis.

familia: Grupo taxonómico situado en rango entre el orden y el género; la terminación de los nombres de familia en los animales y en los protistas heterótrofos es *-idae*; en todos los demás organismos es *-aceae*. Una familia consta de uno o varios géneros, y cada familia pertenece a un solo orden.

familia de multigenes: Serie de genes relacionados que se encuentran en un cromosoma; la mayor parte de los genes eucarióticos parece que pertenecen a familias de multigenes.

fascículo (L. *fasciculus*, haz pequeño): Haz de hojas de pino o de hojas aciculares de otras gimnospermas; término obsoleto utilizado para determinar los haces vasculares.

felema: *Ver* suber.

felodermis (Gr. *phellos*, suber, + *derma*, piel): Tejido formado por el cambium suberógeno hacia el interior del tallo, opuesto al suber; parte interna de la peridermis.

felógeno: *Ver* cámbium suberógeno.

fenotipo: Apariencia física de un organismo; el fenotipo es el resultado de la interacción entre la constitución genética (genotipo) del organismo y de su entorno.

fermentación: Obtención de energía a partir de compuestos orgánicos sin que intervenga el oxígeno.

ferredoxinas: Proteínas con alto contenido de hierro que transfieren electrones; algunas de ellas intervienen en la fotosíntesis.

fibra: Célula de esclerénquima alargada, fusiforme y con las paredes engrosadas que se encuentran en las plantas vasculares; sus paredes pueden estar lignificadas; en la madurez pueden carecer de un protoplasto vivo.

fibras del huso: Grupo de microtúbulos que se extiende desde los centrómeros de los cromosomas a los polos del huso o de polo a polo en una célula en división.

fibrilla: Cordones submicroscópicos compuestos por moléculas de celulosa, determinando la disposición en la que la celulosa se encuentra en las paredes celulares.

fíbula: En los basidiomicetos, conexión lateral entre las células adyacentes de una hifa dicariótica; de esta forma se asegura que cada célula de la hifa contenga dos núcleos distintos.

ficobilinas: Grupo de pigmentos accesorios solubles en agua, que incluyen las ficoeritrinas y las ficocianinas, las cuales se encuentran en las algas y las cianobacterias.

ficología (Gr. *phykos*, alga): Estudio de las algas.

fícoplasto: Sistema de microtúbulos que se desarrolla entre los dos núcleos hermanos y que es paralelo al plano de división celular. Los fícoplastos sólo se presentan en las algas verdes de la clase Chlorophyceae.

fijación de carbono: Conversión de las moléculas de CO_2 en compuestos orgánicos a través de la fotosíntesis.

fijación de nitrógeno: Incorporación de nitrógeno atmosférico en los compuestos nitrogenados; llevada a cabo por algunas bacterias de vida libre y simbióticas.

filamento: (1) Pie del estambre; (2) término utilizado para describir los cuerpos con forma de hilo de algunas algas y hongos.

filo-, fil- (Gr. *phyllon*, hoja): Prefijo que significa "hoja".

filodio: Pecíolo o tallo fotosintético plano y expandido; los filodios se presentan en algunos géneros de plantas vasculares, donde reemplazan a los limbos foliares en la función fotosintética.

filogenia (Gr. *phylon*, raza, tribu): Relaciones evolutivas entre los organismos; la historia del desarrollo de un grupo de organismos.

filum, pl. **fila** (Gr. *phylon*, raza, tribu): Unidad de clasificación equivalente a "división", usada en los animales y en los protistas heterótrofos.

fisiología: Estudio de las actividades y procesos de los organismos vivos.

fisión: Reproducción asexual en un individuo unicelular que origina dos nuevos individuos unicelulares del mismo tamaño.

fito-, -fito (Gr. *phyton*, planta): Prefijo o sufijo que significa "planta".

fitocromo: Pigmento tipo ficobilina que se encuentra en el citoplasma de las plantas y de unas pocas algas verdes y que está asociado con la absorción de luz fotorreceptor para la luz roja e infrarroja; está implicado en un gran número de procesos regulados por el tiempo, como la floración, letargo, formación foliar y germinación de las semillas.

flavoproteínas: Deshidrogenasa que contiene una flavina y normalmente un metal, desempeñando un importante papel en la oxidación; se abrevia FP.

floema (Gr. *phloios*, corteza): Tejido conductor de nutrientes en las plantas vasculares, que está compuesto de elementos cribosos, varios tipos de células parenquimáticas, fibras y esclereidas.

flor: Estructura reproductora de las angiospermas; una flor completa consta de cáliz, corola, androceo (estambres) y gineceo (carpelos), pero todas las flores contienen al menos un estambre o un carpelo.

flor bisexual: Flor que posee al menos un estambre funcional y un carpelo funcional.

flor completa: Flor que posee los cuatro verticilos o partes florales —sépalos, pétalos, estambres y carpelos.

flor imperfecta: Flor que carece de estambres o de carpelos.

flor incompleta: Flor que carece de uno o varios de los tipos de partes florales, esto es, que carece de sépalos, pétalos, estambres o carpelos.

flor irregular: Flor en la que uno o varios miembros de al menos uno de los verticilos florales difiere en forma de los otros miembros del mismo verticilo.

flor ligulada: *Ver* flósculo.

flor perfecta: Flor que posee estambres y carpelos; flor hermafrodita.

florecilla: Cada una de las pequeñas flores de una inflorescencia compuesta o la espiga de las gramíneas.

florígeno (L. *flor*, flor, + Gr. *-gen*, productor): Hormona vegetal que promueve la floración.

flósculo: Flores actinomorfas y con forma de tubo de las Asteraceae, en contraste con las flores liguladas, actinomorfas y planas. En muchas Asteraceae, las flores tubulares o flósculos se encuentran en el centro de la inflorescencia, mientras que las flores liguladas están en los márgenes.

flujo cíclico de electrones: En los cloroplastos, flujo de electrones inducido por la luz, que se inicia y termina en el fotosistema I.

flujo electrónico no cíclico: Flujo de electrones desde el agua al $NADP^+$ inducido por la luz en la fase de la fotosíntesis que ha evolucionado en presencia de oxígeno; implica los fotosistemas I y II.

flujo volumétrico: Movimiento general del agua o de algunos otros líquidos inducido por gravedad, presión o por la interacción de ambos.

folículo (L. *folliculus*, bolsa pequeña): Fruto seco y dehiscente que se origina a partir de un único carpelo y que se abre por un lado.

folíolo: Cada una de las piezas de una hoja compuesta.

fosfato: Compuesto formado a partir del ácido fosfórico por la sustitución de uno o más átomos de hidrógeno.

fosfolípidos: Lípido fosforilado de estructura similar a una grasa, pero con tan sólo dos ácidos grasos enlazados al radical glicerol, con el tercer espacio ocupado por una molécula que contiene fósforo; importantes componentes de las membranas celulares.

fosforilación (Gr. *phosphoros*, que da luz): Reacción en la cual el fosfato es añadido a un compuesto; p. ej., la formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico.

fosforilación de un sustrato: Fosforilación —formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico— que tiene lugar durante la glucólisis.

fotólisis (Gr. *photos*, luz): Prefijo o sufijo que significa "luz".

fotosíntesis (Gr. *photos*, luz, + *synthesis*, situar): Conversión de la energía lumínica en energía química; producción de hidratos de carbono a partir del dióxido de carbono y del agua mediante el uso de la energía lumínica en presencia de la clorofila.

fotosistema: Unidad discreta de organización de la clorofila y otras moléculas de pigmentos embebida en los tilacoides de los cloroplastos e implicada en las reacciones fotosintéticas que requieren la presencia de luz.

fototropismo (Gr. *photos*, luz, + *tropos*, giro): Crecimiento en el cual la dirección de la luz es el factor determinante, de tal forma que, como respuesta a ella, la planta crece hacia la fuente de luz mediante su giro o torsión.

FP: *Ver* flavoproteína.

fragmoplasto: Sistema fusiforme de fibrillas, que aparece entre los dos núcleos hermanos en la telofase y dentro del cual se forma la placa ecuatorial durante la división celular, o cinecinesis. Las fibrillas del fragmoplasto están compuestas de microtúbulos. Los fragmoplastos se encuentran en todas las algas verdes excepto en los miembros de la clase Chlorophyceae y en las plantas.

frecuencia génica: Frecuencia relativa de un determinado alelo en una población.

fronde: Hoja de un helecho; cualquier hoja grande y dividida.

fruto: En las angiospermas, ovario (o grupo de ovarios) que ha alcanzado la madurez y que contiene las semillas, además de cualquier parte adyacente que puede fusionarse con él en la madurez; en ocasiones este término se aplica de forma informal y engañosa, como por ejemplo se les llama "cuerpo fructífero" a las estructuras reproductivas de otros tipos de organismos.

fruto agregado, o múltiple: Fruto que se desarrolla a partir de varios carpelos independientes pertenecientes a una misma flor.

fruto múltiple: Grupo de ovarios maduros producido por un grupo de flores, como las piñas.

fruto simple: Fruto derivado de un solo carpelo o de varios carpelos unidos.

fucoxantina (Gr. *phykos*, alga, + *xanthos*, pardo amarillento): Carotenoide de color pardo que se encuentra en las algas pardas y en los diatomeas.

funículo (L. *funiculus*, cordón o cuerda pequeña): Pie que soporta al óvulo.

fusión triple: En las angiospermas, fusión del segundo gameto masculino, o célula espermática, con los núcleos polares ocasionando la formación de un núcleo primario del endosperma, que es triploide (3n) en la mayoría de los grupos.

gametangio (Gr. *gameein*, casarse, + L. *vasculum*, vaso): Célula u órgano en el que se forman los gametos.

gameto (Gr. *gameein*, casarse): Célula reproductiva haploide; los gametos se fusionan por parejas formando zigotos, los cuales son diploides.

gametofito: En las plantas, cuando existe una alternación de generaciones, fase haploide (n), en la que se producen los gametos.

gravitropismo (L. *gravis*, pesado, + Gr. *tropos*, giro): Respuesta de un vástago o raíz a la fuerza ejercida por la gravedad terrestre; también se denomina geotropismo.

grupo hidroxilo: Grupo OH^-, ion cargado negativamente formado al disociarse una molécula de agua.

heterosis (Gr. *heterosis*, alteración): Vigor híbrido, superioridad del híbrido sobre sus progenitores en cualquier carácter que se mida.

heterosporico: Que posee dos tipos de esporas, las cuales se designan como microsporas y megasporas.

comprobada mediante experimentación debiéndose descartar en el caso de que no pueda ser probada o de que no se muestre apropiada.

hipótesis del crecimiento en medio ácido: Hipótesis que propone que la acidificación de la pared celular conduce a la ruptura de los enlaces

gametófoto (Gr. *gameín*, casarse, + *phoros*, portador): En los briófitos, pie que porta los gametangios.

gel: Mezcla de sustancias que presenta una construcción sólida o semisólida.

gen: Unidad de herencia; secuencia de nucleótidos del DNA que codifica una molécula de proteína, tRNA o rRNA, o bien regula la transcripción de dicha secuencia.

gen regulador: Gen que previene o impide la actividad de los genes estructurales en un operón.

género: Grupo taxonómico situado en rango entre la familia y la especie; cada género incluye una o varias especies.

genotipo: Constitución genética, latente o expresada, de un organismo, a diferencia del fenotipo; suma total de todos los genes presentes en un individuo.

gestropiano: *Ver* gravitropismo.

GERL: Complejo formado por el aparato de Golgi, el retículo endoplasmático y el complejo de lisosomas, y que puede estar implicado en la formación de vacuolas y lisosomas en algunas células.

germinación (L. *germinare*, brotar): Inicio o reactivación del crecimiento de una espora, semilla, yema u otra estructura similar.

giberelinas (*Gibberella*, género de hongos): Grupo de hormonas de crecimiento, cuyo efecto mejor conocido corresponde a la elongación de los tallos de las plantas.

gimnosperma (Gr. *gymnos*, desnudo, + *sperma*, semilla): Espermatófito en el que las semillas no se encuentran en el interior de un ovario; las coníferas son el grupo más conocido de gimnospermas.

gineceo (Gr. *gynē*, mujer, + *oikos*, casa): Conjunto de carpelos en la flor de un espermatófito.

glicerol: Molécula de tres átomos de carbono con tres grupos hidroxilo; las moléculas de glicerol se combinan con ácidos grasos para formar grasas o aceites.

glioxisoma: Microcuerpo que contiene los enzimas necesarios para la conversión de las grasas en hidratos de carbono; los glioxisomas juegan un papel importante en la germinación de las semillas.

glucógeno (Gr. *glykys*, dulce, + *gen*, perteneciente a un grupo): hidrato de carbono similar al almidón que sirve como sustancia de reserva en bacterias, en hongos y en la mayoría de los organismos que no son plantas.

glucólisis: Ruptura anaeróbica de la glucosa para formar dos moléculas de ácido pirúvico, produciendo la liberación neta de dos moléculas de ATP.

glucosa: Azúcar común con seis carbonos ($C_6H_{12}O_6$); monosacárido más frecuente en la mayoría de los organismos.

gradiente de concentración: Diferencia de concentración de una sustancia por unidad de distancia.

grana: Estructuras que se encuentran dentro de los cloroplastos y que se visualizan al microscopio óptico como gránulos verdes, y al microscopio electrónico como una serie de apilamientos de tilacoides; los grana contienen las clorofilas y los carotenoides y son el lugar en el que se desarrollan las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

granz: *Ver* coróptide; término también utilizado para referirse al alineamiento de los elementos de la madera.

grano de polen: Micróspora que contiene un microgametófito (gametófito masculino) maduro o inmaduro; los granos de polen se encuentran en las plantas con semillas.

grasa: Molécula formada por glicerol y tres moléculas de ácidos grasos; la proporción de oxígeno respecto al carbono es mucho menor en las grasas que en los hidratos de carbono. Las grasas en estado líquido reciben el nombre de aceites.

grupo prostético: Ion metálico termoestable o grupo inorgánico (otro distinto a un aminoácido) que se enlaza a una proteína y que sirve como su grupo activo.

guanina (Quechua *huanu*, excremento): Base purínica que se encuentra en el DNA y el RNA. Su nombre se debe a que la guanina es abundante en forma de cristal blanco en el guano y en otros excrementos animales.

gutación (L. *gutta*, gota): Exudación de agua líquida de las hojas motivada por la presión radicular.

hábitat (L. *habitare*, vivir, habitar): Ambiente en el que vive un organismo; lugar donde normalmente se encuentra.

hábito (L. *habitus*, condición, carácter): Forma o apariencia característica de un organismo.

haploide (Gr. *haplous*, sencillo): Poseedor de una única serie de cromosomas (*n*), en contraste con diploide (2*n*).

haustorio (L. *haustus*, de *haurire*, extraer, beber): Proyección de una hifa fúngica que funciona como órgano de penetración y absorción.

haz abierto: Haz vascular en el cual se desarrolla el cámbium vascular.

haz cerrado: Haz vascular en el cual no se desarrolla cámbium.

haz del tallo: Haz vascular que recorre el tallo.

haz vascular: Cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe) y frecuentemente rodeada por una vaina de parénquima o fibras.

heliotropismo: Capacidad de las hojas y de las flores de muchas plantas para moverse durante el día, orientándose perpendicular o paralelamente a los rayos de sol. *Ver* fototropismo.

hemicelulosa: Polisacárido parecido a la celulosa, pero más soluble y menos ordenado; se encuentra sobre todo en las paredes celulares.

herbáceo: Adjetivo que se refiere a las plantas no leñosas.

herbario: Colección de especímenes vegetales secos y prensados.

herbívoro: Que se alimenta de vegetales.

herencia (L. *hereda*, herencia): Transmisión de características desde los padres a la descendencia por medio de los gametos.

herencia poligénica: Herencia de características cuantitativas determinada por los efectos combinados de múltiples genes.

hermafrodita (Gr. de *Hermes* y *Afrodita*): Organismo que posee órganos reproductores masculinos y femeninos.

hetero- (Gr. *heteros*, diferente): Prefijo que significa "diferente" u "otro".

heterocariótico (Gr. *heteros*, diferente, + *karyon*, núcleo): En hongos, que posee dos o más núcleos genéticamente diferentes en el interior del mismo micelio.

heterociste (Gr. *heteros*, diferente, + *cystis*, bolsa): Tipo de célula de gran tamaño, transparente, de pared gruesa y fijadora de nitrógeno que se forma en los filamentos de algunas cianobacterias.

heterogamia (Gr. *heteros*, diferente, + *gamos*, unión o reproducción): Reproducción en la que intervienen dos tipos de gametos.

heterico (Gr. *heteros*, diferente, + *oikos*, casa): En algunas royas, necesidad de tener dos especies hospedante diferentes para completar el ciclo biológico.

heteromórfico (Gr. *heteros*, diferente, + *morphē*, forma): Término utilizado para describir un ciclo biológico en el cual las generaciones haploides y diploides son diferentes en forma.

heterótalico (Gr. *heteros*, diferente, + *thallos*, brote): Término utilizado para describir una especie cuyos individuos haploides son autoestériles o autoincompatibles; se necesitan dos cepas compatibles de individuos para que pueda haber reproducción sexual.

heterótrofo (Gr. *heteros*, otro, diferente, + *trophos*, alimento): Organismo que no puede sintetizar compuestos orgánicos y por tanto debe alimentarse de materiales orgánicos que se han originado en otras plantas y animales; *ver* también autótrofo.

heterozigótico: Que tiene dos alelos diferentes en el mismo locus de cromosomas homólogos.

hialoplasma: *Ver* sustancia base del citoplasma.

hibridación: Formación de descendencia a partir de progenitores diferentes.

híbrido: Descendencia de dos progenitores que difiere en una o varias características heredables; descendencia de dos variedades diferentes o de dos especies diferentes.

hidrato de carbono: Compuesto orgánico formado por una cadena de átomos de carbono en la cual el hidrógeno y el oxígeno se han incorporado en una proporción de 2:1; algunos ejemplos son los azúcares, el glucógeno y la celulosa.

hidrocarburo (Gr. *hydōr*, agua, + *carbo*, carbón): Compuesto orgánico formado únicamente por átomos de hidrógeno y de carbono.

hidrófito (Gr. *hydōr*, agua, + *phyton*, planta): Planta que depende de un aporte importante de agua o de humedad, o bien que crece total o parcialmente sumergida en el agua.

hidrólisis (Gr. *hydōr*, agua, + *lysis*, rotura): Escisión de una molécula en dos mediante la adición de iones H^+ y OH^- del agua.

hierba (L. *herba*, hierba): Planta espermatófita no leñosa con una parte aérea de vida relativamente corta.

hifa (Gr. *hyphē*, red): Filamento tubular simple de hongos, oomicetes y quitridiomicetes; el conjunto de hifas constituye el micelio.

hifas ascógenas (Gr. *askos*, vejiga, + *gennao*, productor): Hifas que contienen pares de núcleos masculinos y femeninos haploides; se forman a partir de un ascogonio y finalmente dan lugar a los ascos.

hilo (L. *hilum*, mínimo): (1) Cicatriz que queda en una semilla después de su separación del funículo; (2) parte de un grano de almidón alrededor del cual se depositan el almidón en capas más o menos concéntricas.

himenio (Gr. *hymen*, membrana): Capa de ascos que se encuentra en un ascocarpo, o de basidios en un basidiocarpo, junto a hifas estériles asociadas.

hiper- (Gr. *hyper*, arriba, por encima): Prefijo que significa "arriba", "por encima".

hipertónico: Dícese de la solución que tiene una concentración de partículas de soluto suficientemente alta como para captar agua de otra solución a través de una membrana permeable.

hipo- (Gr. *hypo*, menor que): Prefijo que significa "menos" o "por debajo de".

hipocótilo: Porción del embrión o plántula situada entre los cotiledones y la radícula.

hipodermis (Gr. *hypo*, por debajo, + *derma*, piel): Una o varias capas de células situadas por debajo de la epidermis y que se diferencian de la cortesa subyacente así como de las células del mesofilo.

hipógina (Gr. *hypo*, por debajo, + *gynē*, mujer): Organización floral en la cual los sépalos, pétalos y estambres se hallan unidos al receptáculo por debajo del ovario; contrario epígina.

hipótesis (Gr. *hypo*, por debajo, + *tithemi*, poner): Explicación temporal de trabajo o suposición basada en hechos acumulados y que sugiere algún principio general o relación de causa y efecto; solución postulada para resolver algún problema científico y que debe ser

hipotónico: Dícese de la solución que presenta una concentración de solutos suficientemente baja como para ceder agua a otra solución a través de una membrana permeable.

histonas: Grupo de cinco proteínas básicas que se encuentran asociadas a los cromosomas de todas las células eucarióticas.

hoja compuesta: Hoja cuyo limbo está dividido en varios folíolos diferentes.

hoja simple: Hoja no dividida; en contraposición a hoja compuesta.

homeo-, homo (Gr. *homos*, similar, el mismo): Prefijo que significa "similar" o "el mismo".

homeóstasis (Gr. *homos*, similar, + *stasis*, permanencia): Mantenimiento de un ambiente fisiológico interno relativamente estable en el interior de un organismo, o bien un estado de equilibrio en una población o ecosistema. La homeóstasis suele implicar la existencia de mecanismos de "feedback" o retroalimentación.

homocariótico (Gr. *homos*, similar, + *karyon*, núcleo): En hongos que poseen núcleos con la misma composición genética en el interior de un micelio.

homología (Gr. *homologia*, acuerdo): Condición que indica un mismo origen filogenético o evolutivo, pero no necesariamente una misma función o estructura en el momento presente.

homospórico: Que posee un solo tipo de esporas.

homotálico (Gr. *homos*, similar, + *thallos*, brote): Término utilizado para describir una especie en la cual los individuos se pueden autofecundar.

homozigótico: Que tienen idénticos alelos en el mismo locus de cromosomas homólogos.

hongo imperfecto: Perteneciente al grupo de los Hongos Imperfectos, los cuales se reproducen únicamente de forma asexual, o bien a los cuales el ciclo sexual no se les ha observado nunca; la mayor parte de los Hongos Imperfectos son ascomicetos.

hormogonio: Porción de un filamento de una cianobacteria que se libera y crece hasta formar un nuevo filamento.

hormona (Gr. *hormaein*, excitar): Sustancia química producida normalmente en pequeñas cantidades en una parte del organismo, desde donde es transportada a otra parte del organismo en la que produce un efecto específico.

huésped: Organismo sobre el cual vive un parásito.

humus: Materia orgánica en descomposición que se encuentra en el suelo.

IAA: *Ver* ácido indolacético.

imbibición: Adsorción de agua e hinchamiento de materiales coloidales debido a la adsorción de moléculas de agua a las superficies internas de los materiales.

indehiscente: Que permanece cerrado en la madurez, como numerosos frutos (por ejemplo, las sámaras).

indusio (L. *induitum*, ropa interior femenina): Crecimiento membranoso de la epidermis de una hoja de helecho que recubre a un soro.

inflorescencia: Grupo de flores en el que éstas se encuentran dispuestas en una forma concreta.

inhibición por retroalimentación: Mecanismo de control en el cual un incremento en la concentración de alguna molécula inhibe la síntesis posterior de dicha molécula.

inicial de los radios: Célula inicial del cámbium vascular que da lugar a las células radiales del xilema y floema secundarios.

injerto: Unión de diferentes individuos en la cual una porción, llamada injerto, de un individuo se inserta en una raíz o tallo, llamada patrón, de otro individuo.

legumbre (L. *legumen*, planta leguminosa): Tipo de fruto seco que se origina a partir de un carpelo y que se abre por los dos lados.

leguminosa (L. *legumen*, planta leguminosa): Miembro de la familia Fabaceae, como el guisante o la judía o el frijol.

madera con anillos de crecimiento: Madera en la cual los poros, o vasos, de la madera de primavera son claramente mayores que los de la madera de otoño, formando un anillo bien definido en las secciones transversales de la madera.

madera de compresión: Madera de reacción de las coníferas; se

meristema apical: Meristema situado en el ápice de la raíz o del tallo en una planta vascular.

meristema de engrosamiento primario: En muchas monocotiledóneas, es el meristema responsable del incremento en grosor del eje del vástago.

inter- (L. *inter*, entre): Prefijo que significa "entre" o "en el medio de".

interacción alostérica (Gr. *allos*, otro, + *steros*, forma): Cambio en la estructura de una proteína producida por su unión con una molécula que no es su sustrato en su nueva forma, la proteína presenta generalmente distintas propiedades.

intercalar (L. *intercalare*, insertar): Tipo de tejido o crecimiento meristemático que no queda restringido al ápice de un órgano; esto es, crecimiento en la región de los nudos.

interfase: Período entre dos ciclos mitóticos o meióticos; el crecimiento de las células y la replicación del DNA tienen lugar durante la interfase.

intersticio foliar: Región de tejido parenquimático en el cilindro vascular pulvinario por encima del punto de inicio de los rasgos foliares.

intina: Capa interna de la pared de una espora o de un grano de polen.

intra- (L. *intra*, dentro): Prefijo que significa "dentro".

intrón (L. *intra*, dentro): Porción de mRNA que es transcrita a partir de DNA eucariótico y que es eliminado por enzimas antes de que el mRNA sea traducido a proteína. *Ver exón*.

ion: Átomo o molécula que ha perdido o ganado uno o más electrones, y por tanto queda cargado positiva o negativamente.

iso- (Gr. *isos*, igual): Prefijo que significa "igual"; similar a "homeo-" o "homo-".

isogamia: Tipo de reproducción sexual en la cual los gametos (o gametangios) son similares en tamaño; se da en algunas algas y hongos.

isómero (Gr. *isos*, igual, + *meros*, parte): Perteneciente a un grupo de compuestos que son idénticos en composición atómica, pero que difieren en su ordenación estructural; por ejemplo, la glucosa y la fructosa.

isomórfico (Gr. *isos*, igual, + *morphe*, forma): Idénticos en forma.

isotónico: Que tienen la misma concentración osmótica.

isótopo: Una de las varias formas posibles de un elemento químico que difiere de las otras formas en el número de neutrones de su núcleo atómico, pero no en sus propiedades químicas.

jugo celular: Fluido contenido en una vacuola.

lamela (L. *lamella*, lámina delgada de metal): Capa de membranas celulares, sobre todo fotosintéticas, y que contienen clorofila.

lámina: Limbo de la hoja.

lumen celular (L. *lumen*, luz, apertura para la luz): Espacio limitado por la pared celular vegetal.

lámina media: Capa de material intercelular, rica en compuestos pécticos, que mantiene unidas las paredes primarias de células adyacentes.

laminarina: Una de las principales sustancias de reserva de las algas pardas; polímero de la glucosa.

laminillas: Estructuras laminares que se encuentran en la superficie interior del pilero de los basidiomicetes.

latencia: Condición especial de crecimiento suspendido en el cual la planta y algunas partes de la planta como las yemas y las semillas no comienzan a crecer si no se dan determinadas condiciones ambientales. Estos requerimientos, que pueden ser exposición al frío y intemperismo apropiado, evitan la ruptura del reposo durante condiciones tan sólo superficialmente favorables para el crecimiento.

lenticela (L. *lenticula*, ventana pequeña): Áreas esponjosas de la superficie de la corteza de tallos, raíces y de otras partes de la planta que permiten el intercambio de gases entre los tejidos internos y la atmósfera a través de la periderma; se da en plantas vasculares.

leño: *Ver madera*.

leucoplasto (Gr. *leuco*, blanco, + *plastes*, formar): Plasto incoloro, los leucoplastos con cereos en los que se suele formar almidón.

ley de Hardy-Weinberg: Expresión matemática de la relación entre las frecuencias relativas de dos o más alelos en una población; demuestra que las frecuencias de los alelos y genotipos permanecerán constantes en una población en la que los apareamientos entre individuos se realicen al azar, en ausencia de endogamia, selección u otras fuerzas evolutivas.

liana (Fr. *liane*, de *lier*, liar): Planta enredadera grande y leñosa que trepa por encima de otras plantas.

ligados: Dícese de algunos genes que son heredados conjuntamente debido al hecho de que se localizan en el mismo cromosoma.

lignina: Uno de los constituyentes más importantes de la pared secundaria de las plantas vasculares, aunque no todas las paredes secundarias tienen lignina; después de la celulosa, la lignina es el polímero vegetal más abundante.

ligula (L. *ligula*, lengüeta pequeña): Pequeño apéndice o esparcimiento situado en la base de las hojas de las gramíneas y de algunos licopodiófitos.

limbo: Parte ancha de una hoja; lámina foliar.

lípido (Gr. *lipos*, grasa): Un grupo de las muchas moléculas orgánicas no polares que son insolubles en agua (la cual es polar) pero que se disuelven fácilmente en disolventes orgánicos no polares; los lípidos incluyen a las grasas, los aceites, los esteroides, los fosfolípidos y los carotenoides.

lisis (Gr. *lysis*, rotura): Proceso de desintegración o de destrucción celular.

lisosoma (Gr. *lysis*, rotura, + *soma*, cuerpo): Orgánulo limitado por una membrana simple y que contiene enzimas hidrolíticas que son liberados cuando el orgánulo se rompe, y que son capaces de fragmentar proteínas y otras moléculas complejas.

lixiviación: Movimiento de drenaje hacia abajo de minerales, o iones inorgánicos, a través del suelo y por medio del agua de percolación.

lóculo (L. *loculus*, cámara pequeña): Cavidad dentro de un esporangio, o cavidad del ovario en la que se encuentran los óvulos.

locus, pl. **loci:** Posición que ocupa un determinado gen en un cromosoma.

macrocisto: Estructura aplanada e irregular, rodeada por una membrana fina, en la cual se forman los zigotos en el ciclo de los mohos mucilaginosos.

macrofibrilla: Agregado de microfibrillas, visible al microscopio óptico.

macromolécula (Gr. *makros*, grande): Molécula de peso molecular muy elevado; se refiere sobre todo a proteínas, ácidos nucleicos, polisacáridos y los complejos formados por estos.

macronutrientes (Gr. *makros*, grande, + L. *nutrire*, alimentar): Elementos químicos inorgánicos, como el nitrógeno, el potasio, el calcio, el fósforo, el magnesio y el azufre, que se necesitan en grandes cantidades en el crecimiento vegetal.

madera o leño: Xilema secundario.

madera blanda: Nombre habitualmente aplicado a la madera de una conífera.

madera de otoño: Última parte del incremento de crecimiento que se da en la estación de crecimiento; contiene células más pequeñas y es más denso que la madera de primavera.

madera de poros difusos: Madera en la cual los poros o vasos están más o menos uniformemente distribuidos por todas las capas de crecimiento o en las cuales el tamaño de los poros cambia tan sólo ligeramente de la madera de primavera a la madera de otoño.

madera de primavera: Primera madera que se forma en un incremento del crecimiento; contiene células más grandes y un menos denso que la madera de otoño que se forma a continuación. También llamada "madera temprana".

madera de reacción: Madera normal que se desarrolla en los troncos y ramas inclinados.

madera dura: Nombre vulgar aplicado a la madera de las dicotiledóneas arbóreas.

mala hierba o maleza: Habitualmente una planta herbácea sin valor para su uso práctico o como ornamental, que crece salvaje y considerada como un estorbo para el crecimiento de la vegetación útil.

maltasa: Enzima que hidroliza la maltosa o glucosa.

manitol: Una de las moléculas de reserva de las algas rojas; alcohol.

médula: Tejido fundamental que ocupa el centro de un tallo o raíz en el cilindro vascular; usualmente constituido por parénquima.

mega- (Gr. *megas*, grande): Prefijo que significa "grande".

megafilo (Gr. *megas*, grande, + *phyllon*, hoja): Hoja generalmente grande con numerosos nervios; su rastro foliar está asociado a un interticio foliar, en contraste con los microfilos.

megagametofito (Gr. *megas*, grande, + *gamos*, matrimonio, + *phyton*, planta): En las plantas heterosporicas, gametofito femenino; en los espermatófitos se localiza en el interior del óvulo.

megáspora: En las plantas heterospóricas, espora haploide (n) que da lugar a un gametofito femenino; en la mayoría de los grupos, las megásporas son mayores que las microsporas.

megasporangio: Esporangio en el cual se producen megásporas; *ver nucela*.

megasporocito: *Ver célula madre de las megásporas*.

megasporófilo: Hoja o estructura con forma de hoja que porta un megasporangio.

meiosis (Gr. *meiosis*, hacer más pequeño): Proceso que consta de dos divisiones nucleares sucesivas en las cuales el número de cromosomas se reduce de diploide (2n) a haploide (n), produciéndose la segregación de genes; como consecuencia de la meiosis se pueden formar gametos o esporas (en organismos con alternación de generaciones).

membrana alveolar: La lámina media y las dos paredes celulares primarias entre dos protoplastos.

membrana citoplasmática: Límite exterior del protoplasto, junto a la pared celular; consta de una única unidad de membrana; también llamada membrana celular y ectoplasto.

membrana con permeabilidad diferencial: Membrana a través de la cual las sustancias se difunden a diferentes velocidades.

membrana semipermeable: Membrana permeable al agua y a algunas solutas pero no a otros. También denominada membrana con permeabilidad selectiva.

membrana vacuolar: *Ver tonoplasto*.

merisema (Gr. *meristos*, dividir): Tejido vegetal indiferenciado a partir del cual se forman nuevas células.

meristema fundamental (Gr. *meristos*, divisible): Meristema primario o tejido meristemático que da lugar a los tejidos fundamentales.

meristema lateral: Meristema que da origen al tejido secundario; cámbium vascular y cámbium suberógeno.

meristema marginal: Meristema localizado a lo largo del margen del primordio foliar y que desarrolla el limbo.

meristema primario o tejido meristemático primario: Tejido derivado del meristema apical; de tres tipos: protodermis, procámbium y meristema fundamental.

meso- (Gr. *mesos*, intermedio): Prefijo que significa "intermedio".

mesocarpo (Gr. *mesos*, intermedio, + *karpos*, fruto): Capa intermedia de la pared del ovario maduro, o pericarpo, situada entre el exocarpo y el endocarpo.

mesofilo: Tejido fundamental (parénquima) de una hoja, situado entre las capas de la epidermis; las células del mesofilo suelen contener cloroplastos.

mesófitos (Gr. *mesos*, intermedio, + *phyton*, planta): Planta que requiere abundante agua en el suelo y una atmósfera relativamente húmeda.

metabolismo (Gr. *metabole*, cambio): Conjunto de todos los procesos químicos que tienen lugar en el interior de una célula u organismo vivo.

metabolismo ácido de las crasuláceas, o CAM: Variante de la vía C_4; el fosfoenolpiruvato fija el CO_2 formando compuestos de cuatro carbonos durante la noche, y durante el día el CO_2 fijado es transferido a la ribulosa difosfato del ciclo de Calvin dentro de la misma célula. Es característico de la mayoría de las plantas suculentas, como los cactus.

metafase: Fase de la mitosis o de la meiosis durante la cual los cromosomas se encuentran en la placa ecuatorial del huso.

metaxilema (Gr. *meta*, después): Parte del xilema primario que se diferencia después del protoxilema; el metaxilema alcanza la madurez después de que la porción de la parte de la planta en la cual se localiza haya finalizado la elongación.

mico-, micro- (Gr. *mykes*, hongo): Prefijo que significa "perteneciente a los hongos".

micelio (Gr. *mykes*, hongo): Masa de hifas que forman el cuerpo de un hongo, comúnmente o quitinizadamente.

micología: Estudio de los hongos.

micorriza: Asociación simbiótica entre algunos hongos y raíces de plantas; característica de la mayoría de las plantas vasculares.

micro- (Gr. *mikros*, pequeño): Prefijo que significa "pequeño".

microcuerpo: Orgánulo delimitado por una membrana sencilla y que contiene diversos enzimas; generalmente está asociado al retículo endoplasmático. Los peroxisomas y los glioxisomas son dos tipos de microcuerpos.

microfibrilla: Componente en forma de hilos de la pared celular, compuestos por moléculas de celulosa y visibles sólo al microscopio electrónico.

microfilamento (Gr. *mikros*, pequeño, + *filum*, hilo): Filamento largo, de 5 a 7 nanómetros de grosor, compuesto de actina y que se cree que juega un papel activo en la circulación citoplasmática.

microfilo (Gr. *mikros*, pequeño, + *phyllon*, hoja): Hoja pequeña con un nervio y un rastro foliar que no está asociada a un interticio foliar; en contraste a megafilo. Los microfilos son característicos de los licopodiófitos.

microgametófito (Gr. *mikros*, pequeño, + *gamos*, matrimonio, + *phyton*, planta): En las plantas heterospóricas, gametofito masculino.

micrómetro: Unidad de medida microscópica que se utiliza para describir las dimensiones celulares; 1/1000 de un milímetro; su símbolo es μm.

micronutrientes (Gr. *mikros*, pequeño, + L. *nutrire*, nutrir, alimentar): Elementos químicos inorgánicos que se necesitan sólo en muy pequeñas cantidades en el crecimiento vegetal; el hierro, el manganeso, el boro, el molibdeno, el cobre, el zinc, el cloro y el níquel.

micropilo (Gr. *mikros*, pequeño, + L. *pilus*, pelo): Abertura en la cubierta del óvulo por la cual entra el polen.

mitosis (Gr. *mitos*, hilo): Proceso de división nuclear que consta de una única división nuclear en la cual el número de cromosomas se mantiene igual en los núcleos hijos.

mitosoma (Gr. *mitos*, hilo, + *soma*, cuerpo): Orgánulo limitado por una membrana simple y que contiene enzimas hidrolíticas que son liberados cuando el orgánulo se rompe, y que son capaces de fragmentar proteínas y otras moléculas complejas.

mixotrofo (Gr. *mixis*, mezcla, + *trophe*, nutrición): Organismo que puede obtener su energía y su carbono de una mezcla de compuestos orgánicos e inorgánicos.

mocilla: Estructura en forma de cilindro que se encuentra en la superficie interior del pilero de los basidiomicetes.

mocilla: Estructura en forma de cilindro que se encuentra en la superficie interior del pilero de los basidiomicetes.

morfología (Gr. *morphe*, forma, + *logos*, discurso): Estudio de la forma y de su desarrollo.

morfogénesis: Desarrollo de la forma.

movimiento nástico: Movimiento de las plantas que tiene lugar en respuesta a un estímulo, pero cuya dirección es independiente a la dirección del estímulo; por ejemplo, el movimiento de los pétalos de la flor de tulipán.

nacido primario del endosperma: Resultado de la fusión de un núcleo espermático y dos núcleos polares.

núcleos polares: Dos núcleos (habitualmente), cada uno derivado de un extremo (polo) del saco embrionario, que está localizado en el centro; se fusionan con un núcleo masculino para formar el núcleo primario del endosperma.

ovario (L. *ovum*, huevo): Porción basal agrandada de un carpelo o de un ginoceo compuesto por carpelos fusionados; un ovario maduro, a veces con otras partes adheridas, es un fruto.

ovario ínfero: Ovario que se encuentra completa o parcialmente unido al cáliz; el resto de verticilos florales parecen surgir de su

micronutrientes: Elementos químicos que se necesitan en pequeñas cantidades, o trazas, para el crecimiento vegetal; el hierro, el cloro, el cobre, el manganeso, el cinc, el molibdeno y el boro son algunos ejemplos.

micrópilo: En los óvulos de los espermatófitos, abertura en los tegumentos a través de la cual entra el tubo polínico.

micróspora: En las plantas heterosporéicas, espora que da lugar a un gametófito masculino.

microsporangio: Esporangio dentro del cual se forman microsporas.

microsporocito: Ver célula madre de las microsporas.

microsporofilo: Órgano en forma de hoja portador de uno o varios microsporangios.

microtúbulo (Gr. *mikros*, pequeño, + L. *tubulus*, pequeña tubería): Túbulo estrecho (de aproximadamente 25 nanómetros de diámetro), alargado, no membranoso y de longitud indefinida; los microtúbulos se encuentran en las células de los eucariotas. Los microtúbulos mueven a los cromosomas en la división celular y proporcionan la estructura interna de cilios y flagelos.

mimetismo (Gr. *mimos*, mimo): Semejanza superficial en la forma, color o comportamiento de algunos organismos (miméticos) respecto de otros más poderosos o protegidos (modelos), consiguiendo de esta forma protección o algún otro tipo de ventaja.

mineral: Elemento químico o compuesto inorgánico que se encuentra en la naturaleza.

mitocondria (Gr. *mitos*, hebra, + *chondrion*, grano pequeño): Orgánulo delimitado por una doble membrana que se encuentra en las células eucarióticas; contiene los enzimas del ciclo de Krebs y de la cadena de transporte electrónico; constituyen la fuente principal de ATP en las células no fotosintéticas.

mitosis (Gr. *mitos*, hebra): Proceso durante el cual los cromosomas duplicados se dividen longitudinalmente y los cromosomas hijos se separan para formar dos núcleos hijos genéticamente idénticos; en general va acompañada de una citocinesis.

modelo de mosaico fluido: Modelo de estructura de la membrana en el que ésta se compone de una capa doble de lípidos en la cual se encuentran embebidas proteínas globulares.

mol: Denominación de la molécula gramo. El número de partículas existentes en 1 mol de cualquier sustancia es siempre igual al número de Avogadro: $6{,}022 \times 10^{23}$.

molde: Patrón que guía la formación de un negativo o complementario; término especialmente aplicado a la duplicación del DNA, que viene expresado en términos de una hipótesis del molde.

molécula: Unidad más pequeña posible de un compuesto, que consta de dos o más átomos.

molécula polar: Molécula con polos cargados positivo y negativamente.

molécula transportadora: Ver permasa.

mono- (Gr. *monos*, sencillo): Prefijo que significa "uno" o "simple".

monocariótico (Gr. *monos*, sencillo, + *karyon*, núcleo): En hongos, que posee un único núcleo haploide en el interior de una célula o compartimento.

monocotiledóneas: Planta cuyo embrión sólo posee un cotiledón; una de las dos grandes clases de las angiospermas, las Monocotiledóneas.

monoico (Gr. *monos*, sencillo, + *oikos*, casa): Que produce las anteras y los carpelos en flores separadas en el mismo individuo.

monosacárido (Gr. *monos*, sencillo, + *sakcharon*, azúcar): Azúcar simple, como los azúcares de cinco o de seis carbonos, que no puede ser disociado en partículas de azúcar más pequeñas.

-morfo, morfo- (Gr. *morphe*, forma): Sufijo o prefijo que significa "forma".

mutágeno: Que hace que mutado a organismo que lleva un gen que ha sufrido una mutación.

mutualismo: Asociación de dos o más organismos que obtienen una ventaja mutua al vivir juntos.

NAD: Ver nicotinamida adenín dinucleótido.

NADP: Ver nicotinamida adenín dinucleótido fosfato.

nanoplancton (Gr. *nanos*, enano, + *planktos*, errante): Plancton con dimensiones inferiores a los 70-75 micrómetros.

nectario (Gr. *nektar*, bebida de los dioses): En las angiospermas, una glándula que segrega néctar, un fluido azucarado que atrae los animales hacia las plantas.

neumatóforos (Gr. *pneumo*, aliento, + *phoros*, transportar): Extensiones geotrópicamente negativas de los sistemas radicales de algunos árboles que crecen en hábitats pantanosos; crecen hacia arriba y hacia fuera del agua y probablemente funcionan para asegurar la aireación adecuada.

neutrón (L. *neuter*, ni el uno ni el otro): Partícula sin carga con una masa ligeramente mayor que la de un protón, que se encuentra en el núcleo atómico de todos los elementos excepto el hidrógeno, en el cual el núcleo contiene un único protón.

nicotinamida adenín dinucleótido (NAD): Coenzima que funciona como aceptor electrónico en muchas de las reacciones oxidativas de la respiración.

nicotinamida adenín dinucleótido fosfato (NADP): Coenzima que funciona como aceptor electrónico en muchas de las reacciones reductoras de la biosíntesis; de estructura similar al NAD excepto en que contiene un grupo fosfato extra.

nicho: Papel que desempeña una especie particular en su ecosistema.

nitrificación: Oxidación de los iones amonio o amoníaco a nitrato; proceso llevado a cabo por bacterias específicas de vida libre en el suelo.

nivel trófico: Nivel en el flujo de energía a través de un ecosistema, representado por un conjunto particular de organismos.

nódulos: Engrosamientos o hinchazones de las raíces de las leguminosas y algunas otras plantas habitadas por bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno.

nucela (L. *nucella*, pequeña nuez): Tejido que constituye la parte fundamental del joven óvulo, en el cual se desarrolla el saco embrionario; equivalente a un megasporangio.

núcleo: (1) Cuerpo especializado de la célula eucariótica rodeado por una doble membrana y que contiene los cromosomas; (2) la parte central de un átomo de un elemento químico.

núcleo atómico: Parte central de un átomo, formada por protones y neutrones, alrededor de la cual orbitan los electrones.

nucleolo (L. *nucleolus*, pequeño núcleo): Pequeño cuerpo esférico encontrado en el núcleo de las células eucarióticas, el cual está compuesto fundamentalmente del rRNA en el proceso de ser transcrito a partir de copias de genes rRNA; el lugar de la producción de los ribosomas.

nucleoplasma: La sustancia base del núcleo.

nucleótido: Una sola unidad de ácido nucleico, compuesta por un fosfato, un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa), y una purina o una pirimidina.

nudo (L. *nodus*, nudo): Parte del tallo donde están adheridas una o más hojas; ver entrenudo.

nuez: Fruto seco indehiscente, duro, con una sola semilla, producido generalmente por un gineceo con varios carpelos soldados.

ocelo: También llamado estigma: pequeña estructura pigmentada que se encuentra en organismos unicelulares flagelados y que es sensible a la luz.

oide (Gr. *eidos*, como, parecido): Sufijo que significa "como" o "similar a".

-ontogenia (Gr. *on*, ser, + *genesis*, origen): El desarrollo o historia de la vida de todo o parte de un organismo.

oo- (Gr. *oion*, huevo): Prefijo que significa "huevo".

oogamia: Reproducción sexual en la cual uno de los gametos (la ovocélula) es grande e inmóvil, y el otro gameto (el espermatozoide) es más pequeño y móvil.

oogonio: Órgano sexual femenino, unicelular, que contiene una o más ovocélulas.

oósporo: Zigoto de pared gruesa característico de los oomicetes.

operador: Lugar de regulación genética; secuencia de nucleótidos reconocida por una proteína represora.

opérculo (L. *operculum*, tapa): En los musgos, la tapadera del esporangio.

operón (L. *opera*, trabajo): Grupo de genes adyacentes transcritos como una unidad por una sola molécula de mRNA. Los operones son comunes en las bacterias, pero raros en los eucariotas.

opuesto: Término aplicado a las yemas u hojas que se encuentran a pares en un nudo.

orden: Categoría de clasificación situada entre el rango de clase y el de familia; las clases contienen uno o más órdenes, y los órdenes a su vez están compuestos por una o más familias.

orgánico: Relativo a los seres vivos en general, a los compuestos formados por los organismos vivos, y a la química de los compuestos que contienen carbono.

organismo: Cualquier criatura viva individual sea unicelular o pluricelular.

organizador nucleolar: Área especial de un determinado cromosoma asociado con la formación del nucleolo.

órgano: Estructura compuesta por distintos tejidos, como una raíz, tallo, hoja, o las piezas florales.

orgánulo: (Gr. *organelle*, una pequeña herramienta): Parte especializada de una célula.

Ósmosis: (Gr. *osmos*, impulso o empuje): Difusión de agua, o de cualquier disolvente, a través de una membrana diferencialmente permeable; en ausencia de otras fuerzas, el movimiento de agua durante la ósmosis se producirá siempre desde una región con mayor potencial hídrico a otra de menor potencial hídrico.

ovario súpero: Ovario libre y separado del cáliz.

ovocélula: Gameto femenino inmóvil, normalmente de mayor tamaño que el gameto masculino de la misma especie.

óvulo (L. *ovulum*, un pequeño huevo): Estructura de las plantas con semillas que contiene el gametófito femenino con la ovocélula, toda ella está rodeada por una nucela y uno o dos tegumentos; cuando madura, el óvulo da lugar a la semilla.

oxidación: Pérdida de un electrón por un átomo o molécula. La oxidación y la reducción (ganancia de un electrón) tienen lugar simultáneamente, ya que un electrón que ha sido perdido por un átomo es aceptado por otro. Las reacciones de oxidación-reducción son un medio importante de transferencia de energía en los seres vivos.

paleobotánica (Gr. *palaios*, viejo): Estudio de las plantas fósiles.

panícula (L. *panicula*, manojo): Inflorescencia, cuyo eje principal está ramificado, y cuyas ramas soportan grupos laxos de flores.

par alveolar: Dos punteaduras opuestas más la membrana alveolar. También se llama punteadura areolada.

para- (Gr. *para*, al lado): Prefijo que significa "al lado".

parálisis (Gr. *para*, al lado, + *phasis*, crecimiento): En algunos hongos y algas pardas, filamento estéril que crece entre las células reproductoras del cuerpo fructífero.

paramilo: Molécula de reserva de los euglenoides.

parásito: Organismo que vive sobre o dentro de otro ser vivo de distinta especie y que toma nutrientes de él.

pared celular: Capa externa y rígida de las células de las plantas superiores, algunos protistas y la mayoría de las bacterias.

pared primaria: La capa de la pared depositada durante el periodo de la expansión celular.

pared secundaria: Capa más interna de la pared celular, formada en algunas células después de que la elongación celular ha cesado; las paredes secundarias poseen una estructura microfibrilar altamente organizada.

parénquima (Gr. *para*, al lado, + *en*, en, + *chein*, derramar): Tejido compuesto por células parenquimáticas.

parénquima en empalizada: Tejido foliar compuesto por células parenquimáticas columnares portadoras de cloroplastos con sus ejes longitudinales situados en ángulo recto con respecto a la superficie foliar.

parénquima esponjoso: Tejido foliar compuesto por células portadoras de cloroplastos laxamente dispuestas.

partenocarpia (Gr. *parthenos*, virgen, + *karpos*, fruto): Desarrollo del fruto sin fecundación; los frutos partenocárpicos habitualmente carecen de semillas.

patogénico: Causante de una enfermedad.

patógeno (Gr. *pathos*, sufriendo, + *genesis*, comienzo): Organismo que cause una enfermedad.

patología: Estudio de las enfermedades de plantas o animales, de sus efectos sobre el organismo, y su tratamiento.

pecíolo: El pedúnculo de la hoja.

pectina: Compuesto orgánico complejo presente en la capa intercelular y en la pared primaria de las paredes vegetales; la base de las jaleas de frutas.

pedicelo: El pie de una sola flor en una inflorescencia.

pedúnculo: El pie de una inflorescencia o de una flor solitaria.

poles radicales: Extrusiones tubulares de las células epidérmicas de la raíz en la zona de maduración.

péptido: Dos o más aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

perenne (L. *per*, a través, + *annus*, un año): Planta que persiste y

autótrofos (en la base de la pirámide) representan la mayor cantidad de energía disponible; los herbívoros son los siguientes; luego los carnívoros primarios; los carnívoros secundarios; y así sucesivamente. Pirámides similares de masa, tamaño, y número también se dan en las comunidades naturales.

pleiotropía (Gr. *Pleios*, más + *trope*, giro): Capacidad de un gen para afectar más de una característica fenotípica.

plúmula (L. *plumula*, pequeña pluma): Primera yema de un embrión; porción del vástago joven situada sobre los cotiledones.

caracteres alternativos se segregan y cada uno de ellos sólo puede ser transportado en un gameto determinado (segregación genética).

primordio (L. *primus*, primero, + *ordiri*, empezar a urdir): Célula u órgano en su primer estadio de diferenciación.

producir estructuras reproductoras año tras año.

peri- (Gr. *peri*, alrededor): Prefijo que significa "alrededor" o "acerca de".

perianto (Gr. *peri*, alrededor, + *anthos*, flor): (1) Los pétalos y sépalos considerados conjuntamente; (2) en las hepáticas foliosas, una vaina tubular que rodea al arquegonio, y después, al esporófito en desarrollo.

pericarpo (Gr. *peri*, alrededor, + *karpos*, fruto): Pared del fruto, que se desarrolla a partir de la pared del ovario maduro.

pericicio (Gr. *peri*, alrededor, + *kyklos*, círculo): Tejido característico de las raíces que está recubierto externamente por la endodermis e internamente por el floema.

periclinal: Paralelo a la superficie.

peridermis (Gr. *peri*, alrededor, + *derma*, piel): Tejido de protección externo que reemplaza la epidermis cuando es destruida durante el crecimiento secundario; incluye el súber, el cámbium suberógeno y la feloderma.

perigina (Gr. *peri*, alrededor, + *gyne*, femenino): Forma de la organización floral en la cual los sépalos, pétalos y estambres están adheridos al margen de una extensión del receptáculo en forma de copa; superficialmente, los sépalos, los pétalos y los estambres aparecen como unidos al ovario.

perisperma (Gr. *peri*, alrededor, + *sperma*, semilla): Tejido de almacén de nutrientes derivado de la nucela que se encuentra en las semillas de algunas fanerógamas.

peristoma (Gr. *peri*, alrededor, + *stoma*, boca): En los musgos, franja de dientes situada alrededor de la apertura del esporangio.

peritecio: Ascocarpo esférico o en forma de botella.

permeable (L. *permeare*, pasar a través): Habitualmente aplicado a las membranas a través de las que se pueden difundir las sustancias líquidas.

permeasa: Proteína de transporte que ayuda en el transporte de sustancias a través de las membranas celulares; no queda alterada permanentemente durante el proceso.

peroxisoma: Microcuerpo que desempeña un importante papel en el metabolismo del ácido glicólico asociado con la fotosíntesis; el lugar de la fotorrespiración.

peso atómico: Peso de un átomo representativo de un elemento con relación al peso de un átomo de ^{12}C, al cual se le ha asignado el valor 12.

peso molecular: Peso relativo de una molécula cuando el peso de la forma más corriente de carbono se le da un valor de 12; suma de los pesos relativos de los átomos de una molécula.

pétalo: Pieza floral habitualmente coloreada; una de las unidades de la corola.

pH: Símbolo que representa la concentración relativa de iones hidrógeno en una disolución; los valores del pH oscilan de 0 a 14, y a menos valor, mayor acidez, o sea un mayor número de iones hidrógeno; pH 7 es neutro, menos de 7 ácido y más de 7 es alcalino.

pigmento: Sustancia que absorbe luz, a menudo selectivamente.

pigmento accesorio: Pigmento que captura energía lumínica y que la transfiere a la clorofila *a*.

pileo (L. *pileus*, sombrero): La porción parecida a un sombrero de los basidiocarpos tipo seta y de algunos ascocarpos.

pinna (L. *pinna*, pluma): División primaria, o folíolo, de una hoja compuesta o frunde; puede estar dividida en pínnulas.

pinocitosis: *Ver* endocitosis.

pirámide de energía: Relaciones energéticas que se establecen entre varios niveles tróficos implicados en una cadena trófica particular; los

pirenoide (Gr. *pyren*, el hueso de una fruta, + *eides*, parecido): Regiones diferenciadas del cloroplasto que son centros de la síntesis de almidón en las algas verdes y los antoceros.

pirimidina: El menor de los dos tipos de bases nucleotídicas que se encuentran en el DNA y el RNA; base nitrogenada con una estructura de un solo anillo, como la citosina, timina o uracilo.

pistilada: Dícese de una flor con uno o más carpelos pero sin estambres funcionales.

pistilo (L. *pistillum*, pistilo): Órgano central de las flores, típicamente formado por un ovario, un estilo y un estigma; un pistilo puede estar formado por uno o más carpelos soldados.

placa celular: Estructura que se forma durante el comienzo de la telofase en el ecuador del huso mitótico durante la división de las células de las plantas superiores y de algunas algas verdes. En la madurez, la placa ecuatorial se convierte en la lámina media.

placa cribosa: Parte de la pared de los miembros de los tubos cribosos que poseen una o más áreas cribosas altamente diferenciadas.

placa perforada: Parte de la pared de un elemento criboso que está perforada.

placenta (L. *placenta*, pastel): Parte de la pared del ovario en la cual están adheridos los óvulos o semillas.

placentación: La forma en que el óvulo se adhiere al ovario.

plancton (Gr. *planktos*, errante): Organismos acuáticos, la mayoría microscópicos y que flotan libremente.

plantas de día corto: Plantas que deben estar expuestas a períodos de luz más cortos que un valor crítico para que sucedan la floración; usualmente florecen en otoño.

plantas de día largo: Plantas que necesitan estar expuestas a períodos de luz superiores a una cierta longitud crítica para poder florecer; florecen en primavera o verano.

plantas de día neutro: Plantas que florecen independientemente de la longitud del día.

plántula: Joven esporófito que se desarrolla a partir de la semilla en germinación.

-plasma, plasmo-, -plasto (Gr. *plasma*, forma, moldeado): Prefijo o sufijo que significa "formado" o "moldeado"; son ejemplos el protoplasma, "moldeado primero" (materia viva), y el cloroplasto, "de forma verde".

plásmido: Fragmento relativamente pequeño de DNA que puede existir libre en el citoplasma de una bacteria y que puede integrarse a un cromosoma y entonces ser replicado con él. Los plásmidos componen alrededor de un 5 por ciento del DNA de muchas bacterias, pero son raros en los eucariotas.

plasmodesmos (Gr. *plasma*, forma, + *desmos*, enlace): Pequeños conductos citoplasmáticos que se extienden a través de las aperturas en las paredes celulares y que conectan los protoplastos de las células vivas adyacentes.

plasmodio: Estadio del ciclo vital de los mixomicetes (mohos mucilaginosos plasmodiales): masa multinucleada de protoplasma rodeada por una membrana.

plasmogamia (Gr. *plasma*, forma, + *gamos*, matrimonio): Unión de los protoplastos de los gametos que no viene acompañada por la unión de sus núcleos.

plasmólisis (Gr. *plasma*, forma, + *lysis*, separar): Separación del protoplasto de la pared celular a causa de la pérdida de agua por ósmosis.

plasto: Orgánulo de las células de algunos grupos de eucariotas en el que tiene lugar actividades como la fabricación de nutrientes y su almacén; los plastos están recubiertos por una doble membrana.

población: Cualquier grupo de individuos, usualmente de una sola especie, que ocupa una área determinada en un mismo momento.

polen (L. *pollen*, polvo fino): Término colectivo utilizado para denominar los granos de polen.

poli- (Gr. *polys*, muchos): Prefijo que significa "muchos".

poliembrionía: Que hay más de un embrión en la semilla en desarrollo.

polimerización: La unión química de monómeros como la glucosa o los nucleótidos para formar polímeros como el almidón o los ácidos nucleicos.

polímero: Gran molécula compuesta por muchas subunidades moleculares similares.

polinización: Transferencia de polen desde una antera a un estigma.

polinización cruzada: Transferencia de polen de una antera de una planta al estigma de una flor de otra planta.

polinucleótido: Molécula de DNA o RNA de una sola cadena.

polipéptido: Molécula compuesta por aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos, no tan complejo como una proteína.

poliploide: Referido a un organismo, tejido o célula con más de dos juegos completos de cromosomas.

polisacárido: Polímero compuesto por muchas unidades de monosacáridos unidas en una larga cadena, como el glucógeno, el almidón y la celulosa.

polisoma o polirribosoma: Agregación de ribosomas implicada de forma activa en la traducción de una misma molécula de RNA, una tras otra.

pomo (Gr. *pomon*, manzana): Fruto carnoso simple, con la porción periférica formada por las piezas florales que rodean el ovario y se expanden con el fruto en crecimiento; sólo presente en una subfamilia de las Rosaceae (manzanas, peras, membrillos, pirracantas y otros).

porcentaje de marchitez permanente: Porcentaje de agua que queda remanente en un suelo cuando una planta no puede recuperarse de la marchitez aunque sea situada en una cámara húmeda.

postmaduración: Cambios metabólicos que deben ocurrir en las semillas en latencia antes de que puedan germinar.

potencial de soluto: Cambio en la energía libre o potencial químico del agua debido a los solutos; implica un signo negativo (menos); también denominado potencial osmótico.

potencial hídrico: Suma algebraica del potencial de soluto y del potencial de presión, o presión de la pared; energía potencial del agua.

potencial osmótico: *Ver* potencial de soluto.

potencial químico: Actividad o energía libre de una sustancia; depende de la tasa de movimiento de la molécula promedio y de la concentración de moléculas.

presión de la pared: Presión sobre la pared celular ejercida por el protoplasto turgente; opuesta e igual a la presión de turgencia.

presión de turgencia (L. *turger*, hinchamiento): Presión interna de la célula causada por el movimiento de agua hacia su interior.

presión osmótica: La presión potencial que puede desarrollar una solución separada del agua pura por una membrana diferencialmente permeable o semipermeable; es un índice de la concentración de soluto de una disolución.

presión radical: Presión desarrollada en las raíces como resultado de la ósmosis, que provoca la gutación de agua en las hojas y la exudación en los tocones cortados.

primera ley de Mendel: Los factores que determinan un par de

protuberancia foliar: Protuberancia lateral situada por debajo del meristema apical; representa el estadio inicial en el desarrollo de un primordio foliar.

proximal (L. *proximus*, cerca): Situado cerca del punto de referencia, generalmente la parte principal de un órgano o del tronco de inserción.

raíz fúlcrea: Raíz adventicia que surge del tallo por encima del nivel del suelo y que ayuda al soporte de la planta; común en muchas monocotiledóneas, por ejemplo, el maíz (*Zea mays*).

raíz lateral: Raíz que sale de otra más vieja; también recibe el nombre de raíz secundaria, en el caso de que la raíz vieja sea una raíz

indicar la producción de una segunda molécula de DNA exactamente igual a la primera molécula o cromátida hermana.

reposo: *Ver* latencia.

represor: Proteína que regula la transcripción del DNA; este tiene

sabana: Praderas que contienen árboles aislados.

sacarasa: Enzima que hidroliza la sacarosa en glucosa y fructosa; también llamada invertasa.

sacarosa: Disacárido (glucosa más fructosa) presente en muchas

opuesto a dístal.

pseudo- (Gr. *pseudes*, falso): Prefijo que significa "falso".

pseudoplasmodio: Masa multicelular de células ameboides individuales que representa la fase agregada en los mohos mucilaginosos plasmodiales.

pulvínulo: Engrosamiento de la base del pecíolo de una hoja o del pecíolulo de un folíolo, y que juega un papel en los movimientos de la hoja o del folíolo.

punteadura: Cavidad hueca en la pared celular en la cual no se ha formado la pared secundaria. También se llama alveolo.

punteadura primaria: Área delgada en la pared celular primaria a través de la cual pasan los plasmodesmos, aunque los plasmodesmos pueden encontrarse también en otras partes de la pared.

punteadura simple: Punteadura no sobreada por un ribete abovedado de pared secundaria; en contraposición a punteadura o alveolo areolado.

purina: El mayor de los dos tipos de bases nucleotídicas que se hallan en el DNA y el RNA; una base nitrogenada con una estructura de doble anillo, como la adenina y la guanina.

quiasma (Gr. *chiasma*, cruz): Figura en forma de X que se forma por la unión de dos cromátidas no hermanas correspondientes a cromosomas homólogos; lugar donde se produce la recombinación.

quimioautótrofo: Dícese de las bacterias que son capaces de sintetizar sus propias sustancias nutritivas gracias a la energía liberada mediante una serie de reacciones inorgánicas específicas; ver autótrofo.

quitina (Gr. *chitón*, túnica): Polisacárido nitrogenado duro y resistente que forma las paredes celulares de algunos hongos, el exoesqueleto de los artrópodos y la cutícula epidérmica de otras estructuras superficiales de algunos protistas y animales.

racimo (L. *racemus*, manojo de uvas): Inflorescencia indefinida en la cual el eje principal es alargado pero las flores son portadas sobre pedículos que son de una longitud aproximadamente igual.

radiación adaptativa: Evolución a partir de un tipo de organismo que da lugar a formas divergentes, cada una de ellas especializada en una forma de vida diferente.

radícula (L. *radix*, raíz): Raíz embrional.

radio medular: Ver región interfascicular.

radioisótopo: Isótopo inestable de un elemento que se desintegra espontáneamente, emitiendo radiación; también denominado isótopo radiactivo.

radios vasculares: Láminas en forma de cinta de parénquima que se extienden radialmente a través de la madera, atravesando el cámbium y hacia el floema secundario; siempre son producidos por el cámbium vascular.

rafe (Gr. *raphé*, sutura): (1) Cresta de las semillas, formada por el pie del óvulo, en aquellas semillas en las que el pie está fuertemente torcido en la base del óvulo; (2) ranura en la concha, o frústulo de una diatomea.

rafidios (Gr. *raphis*, aguja): Cristales de oxalato cálcico finos, agudos o aciculares que se encuentran en las vacuolas de muchas células vegetales.

raíz: Habitualmente, el eje descendente de una planta, normalmente bajo tierra, que sirve para fijar a la planta y absorber y conducir el agua y minerales hacia su interior.

primaria.

raíz primaria: La primera raíz de la planta, que se desarrolla a continuación del ápice radical o rádicula del embrión; en las gimnospermas y dicotiledóneas se transforma en la raíz axonomorfa.

raíz secundaria: Ver raíz lateral.

raquis (Gr. recto, columna vertebral): Eje principal de una espiga; eje de una hoja de helecho (fronde), desde donde surgen las pinnas; en las hojas compuestas, extensión del pecíolo correspondiente al nervio medio de una hoja entera.

rastro foliar: Parte de un haz vascular que se extiende desde la base de la hoja hasta su conexión con el haz vascular del tallo.

raza autoincompatible: Cepa o estirpe de un organismo que es incapaz de reproducirse sexualmente con otro miembro de la misma cepa, pero es capaz de reproducirse sexualmente con miembros de otras cepas del mismo organismo.

reacción de Hill: Evolución del oxígeno y fotoreducción de un receptor de electrones artificial en una preparación de cloroplasto, en ausencia de dióxido de carbono.

reacción química: Formación o ruptura de enlaces químicos entre átomos o moléculas.

reacciones acopladas: Reacciones en las cuales hay unas reacciones que requieren energía, las cuales se encuentran ligadas a otras reacciones liberadoras de energía.

reacciones lumínicas: Reacciones de la fotosíntesis que requieren luz y que no pueden tener lugar en la oscuridad.

reacciones oscuras: En las células fotosintéticas, reacciones enzimáticas independientes de la luz relacionadas con la síntesis de glucosa a partir de CO_2, ATP y NADPH.

reajuste: Proceso mediante el cual una repetición periódica de luz y oscuridad, o cualquier otro ciclo externo, produce un ritmo circadiano que permanece sincronizado con dicho ciclo externo.

receptáculo: Parte del eje de un pedúnculo floral que soporta los órganos florales.

recesivo: Describe a un gen en el cual la expresión fenotípica queda enmascarada en el heterozigoto por un alelo dominante; los heterozigotos son fenotípicamente indistinguibles de los homozigotos dominantes.

recombinación: La formación de nuevas combinaciones genéticas.

recombinación genética: Aparición en los descendientes de combinaciones genéticas diferentes de las combinaciones presentes en los padres.

reducción (L. *reducere*, llevar atrás; originalmente recuperación de un metal a partir de su óxido): Ganancia de un electrón por parte de un átomo; la reducción tiene lugar de forma simultánea con la oxidación (la pérdida de un electrón por un átomo), ya que el electrón que es perdido por un átomo es captado por otro.

región de transición: Región del cuerpo primario de la planta que presenta características de transición entre las estructuras de la raíz y la del vástago.

región interfascicular: Región de tejido situado entre los haces vasculares del tallo; también recibe el nombre de radios medulares.

regular: Ver actinomorfo.

reino: Una de las cinco mayores categorías taxonómicas; por ejemplo el reino Monera o el reino Plantae.

reloj biológico (Gr. *bios*, vida, + *logos*, discurso): Mecanismo interno de medición del tiempo que gobierna los ritmos biológicos innatos de los organismos.

replicar: Producir un facsímil o una copia muy parecida; usado para

simbiosis (Gr. *syn*, juntos, con + *bios*, vida): Vida en común de dos o más organismos distintos, mediante una asociación estrecha; incluye el parasitismo (en el cual la asociación es dañina para uno de los organismos) y el mutualismo (en la cual la asociación es ventajosa para ambos).

nos botánicos, o bien la subespecie puede estar dividida en variedades.

sucesión: En ecología, progresión ordenada de cambios en la composición de una comunidad que tiene lugar durante el desarrollo de la

lugar porque la RNA polimerasa queda impedida para unirse al promotor y transcribir el gen. *Ver operador.*

reproducción asexual: Cualquier proceso reproductivo, como la fisión o la gemación, en la que no existe unión de gametos.

reproducción sexual: La fusión de los gametos seguida por la meiosis y la recombinación en algún punto del ciclo vital.

reproducción vegetativa: (1) En los esporofitos, reproducción distinta a la que se realiza mediante semillas, esporas; (2) en otros organismos, reproducción por esporas vegetativas, fragmentación, o división del cuerpo sexuado. A menos que ocurra una mutación, cada célula hija o individuo hijo es genéticamente idéntico a sus padres.

resistencia al frío: Capacidad de la planta para sobrevivir en condiciones de frío y sequedad extremas, consecuencia del tiempo invernal.

respiración: Proceso intracelular en el cual las moléculas, particularmente el piruvato en el ciclo del ácido cítrico, son oxidadas mediante la liberación de energía. La ruptura completa de un azúcar o de otros compuestos a dióxido de carbono y agua se denomina respiración aerobia, aunque los primeros pasos de este proceso sean anaeróbios.

respiración aerobia: *Ver respiración.*

retículo endoplasmático: Sistema tridimensional de membranas, de gran complejidad y de extensión indefinida, que se encuentra en las células eucarióticas dividiendo el citoplasma en compartimentos y conductos. Aquellas partes que se encuentran recubiertas por ribosomas reciben el nombre de retículo endoplasmático rugoso, mientras que las que presentan menos ribosomas se denominan retículo endoplasmático liso.

retrocruzamiento: Cruzamiento de un híbrido con uno de sus progenitores o con un organismo genéticamente equivalente; cruzamiento entre un individuo, cuyos genes van a ser comprobados, con otro que es homocigótico para todos los genes recesivos implicados en el experimento.

ribosa: Azúcar de cinco carbonos; componente del RNA.

ribosoma: Pequeña partícula compuesta de proteína y RNA; el lugar de la síntesis de proteína.

ritmos circadianos (L. *circa*, cerca, + *dies*, día): Ritmos regulares de actividad y crecimiento que se suceden siguiendo una pauta de aproximadamente 24 horas.

rizobios (Gr. *rhiza*, raíz, + *bios*, vida): Bacterias del género *Rhizobium*, que pueden ser implicadas en una relación simbiótica con plantas leguminosas y de la cual resulta una fijación de nitrógeno.

rizoides (Gr. *rhiza*, raíz): (1) Ramificaciones de hongos y algas similares a raíces y que absorben agua, alimentos y nutrientes; (2) estructuras similares a raíces o pelos que se hallan en las hepáticas, los musgos y algunas plantas vasculares, en los gametofitos de vida libre; (3) parte basal de un alga pluricelular que es fija a un objeto sólido; puede ser unicelular o compuesto por una masa de tejido.

rizoma: Tallo subterráneo más o menos horizontal.

RNA: *Ver ácido ribonucleico.*

RNA de transferencia (tRNA): RNA de bajo peso molecular que se une a un aminoácido y lo guía hasta la posición correcta en el ribosoma para la síntesis de proteínas; por lo menos hay una molécula de tRNA para cada aminoácido.

RNA mensajero (mRNA): Tipo de RNA que transporta la información genética de los genes a los ribosomas, donde es traducida en proteínas.

rotación de cultivos: Práctica consistente en hacer crecer diferentes cultivos en una sucesión regular con el objeto de ayudar en el control de plagas e infecciones, de incrementar la fertilidad del suelo y de disminuir la erosión.

sacos embrionarios: Gametófito femenino de las angiospermas, generalmente una estructura de siete células y ocho núcleos; estas siete células corresponden a la oocélula, dos sinérgidas, tres antípodas (cada una de ellas con un solo núcleo) y una célula central (con dos núcleos).

saco polínico: Cavidad de la antera que contiene los granos de polen.

sámara: Fruto indehiscente simple, seco, con una o dos semillas y cuyo pericarpo presenta excrecencias aladas.

saprófito (Gr. *sapros*, podrido, + *phyton*, planta): Organismo que asegura su alimento directamente a partir de la materia orgánica muerta.

savia: (1) Nombre aplicado al fluido contenido en el xilema o los elementos cribosos del floema; (2) el fluido contenido en la vacuola se denomina jugo celular.

sección paradérmica (Gr. *para*, al lado, + *derma*, piel): Corte en sección paralela a la superficie de una estructura plana, como una hoja.

sección radial: Sección longitudinal que corta paralelamente a los radios de un cuerpo cilíndrico, como una raíz o tallo; en el caso del xilema secundario, o leño, y del floema secundario, paralelo a los radios.

sección tangencial: Sección longitudinal realizada en ángulo recto respecto a los radios de una estructura cilíndrica, como una raíz o un tallo; en el caso del xilema secundario, o leño, y del floema secundario, sección realizada en ángulo recto respecto a los radios.

sección transversal: Sección perpendicular, o en ángulo recto respecto al eje longitudinal de una porción de la planta.

segregación: Separación de los cromosomas (y genes) de los diferentes padres en la meiosis.

segunda ley de Mendel: La herencia de un par de caracteres es independiente de la herencia simultánea de otros rasgos; estos caracteres se separan independientemente como si no hubiera otros presentes (posteriormente modificada por el descubrimiento de genes ligados).

selección artificial: Cruzamiento de organismos seleccionados para producir estirpes con unas características deseadas.

selección natural: Reproducción diferencial de los genotipos basada en su constitución genética.

semilla: Estructura formada por la maduración del óvulo de las plantas con semillas después de la fecundación.

sépalo (L. *separare*, cubierta): Una de las estructuras florales más externas, la unidad del cáliz; habitualmente, los sépalos envuelven a las otras piezas florales en la yema.

septado (L. *septum*, tabique): Dividido mediante paredes transversales en células o compartimentos.

sésil (L. *sessilis*, de o adecuado para sentarse, bajo, empequeñecido): Adherido directamente por la base; referido a una hoja que carece de pecíolo o a una flor o fruto que carece de pedúnculo.

seta (L. *seta*, cerda): En los briofitos, el pedúnculo que sostiene la cápsula, si la hay; parte del esporofito.

sifonáceo, sifonal (Gr. *siphon*, tubo, pipa): En las algas, celulas multinucleadas sin septos; cenocítico.

sifonostela (Gr. *siphon*, tubo, + *stele*, columna): Tipo de estela que contiene un cilindro hueco de tejido vascular rodeando una médula.

silicua (L. *siliqua*, silicua): Fruto característico de la familia de la mostaza; con dos cavidades, las valvas se abren desde abajo y muestran las placentas con el falso tabique extendidos en el medio. Una silicua pequeña y comprimida se conoce como silícula.

teoría (Gr. *theoreo*, observo, contemplo): Hipótesis bien comprobada; improbablemente será rechazada por alguna evidencia adicional.

tépalo: Una de las unidades de un perianto que no se ha diferenciado en sépalos y pétalos.

través de las distintas partes de la planta; la mayor parte de la transpiración tiene lugar a través de los estomas.

transporte activo: Tipo de transporte de un soluto a través de una membrana que necesita aporte de energía, al dirigirse en la dirección

simetría bilateral: Ver zigomorfo.

simetría radial: Ver actinomorfo.

simplasto (Gr. *syn*, juntos con, + *plastos*, moldeado): Los protoplastos interconectados y sus plasmodesmos; el movimiento de sustancias en el simplasto se denomina movimiento simplástico o transporte simplástico.

simpodio: Hace de un tallo y sus rastros foliares asociados.

sin-, sim- (Gr. *syn*, juntos con): Prefijo que significa "juntos".

sinapsis (Gr. *synapsis*, contacto o unión): El apareamiento de cromosomas homólogos que tiene lugar antes que la primera división meiótica; el entrecruzamiento sucede durante la sinapsis.

sinérgidas: Dos células de corta vida que se encuentran junto al huevo en el saco embrionario maduro del óvulo en las fanerógamas.

singamia (Gr. *syn*, juntos, + *gamos*, matrimonio): El proceso por el cual dos células haploides se fusionan para formar un cigoto diploide; fecundación.

síntesis: Formación de una sustancia más compleja a partir de otras más simples.

sistema axial: En el xilema secundario y en el floema secundario; el término se aplica colectivamente a las células derivadas de las células fusiformes del cámbium. Los largos ejes de estas células están orientados de forma paralela al eje principal de la raíz o del tallo. También se denomina sistema longitudinal y sistema vertical.

sistema de endomembranas: Conjunto de membranas celulares que forman un conjunto (membrana plasmática, nucoplasto, retículo endoplasmático, cuerpos de Golgi y envoltura nuclear).

sistema de tejido: Tejido o grupo de tejidos organizados en una unidad funcional y estructural dentro de una planta o órgano de una planta. Hay tres sistemas de tejidos: epidérmico, vascular y fundamental.

sistema de tejido dérmico: Corresponde a la epidermis o a la periderma.

sistema de tejido fundamental: Todos los tejidos diferentes a la epidermis (o periderma) y a los tejidos vasculares.

sistema de tejido vascular: Todos los tejidos vasculares de una planta o del órgano de una planta.

sistema radial: En el xilema y floema secundarios, término aplicado a todos los radios, es decir, las células que se han derivado de las iniciales de los radios; también denominado sistema horizontal.

sistemática: Estudio científico de los tipos y de la diversidad de organismos así como de sus relaciones.

soluto: Molécula disuelta en una disolución.

soredio: (Gr. *soros*, montón): Unidad reproductiva especializada de los líquenes, consistente en unas pocas células de cianobacterias o algas verdes rodeadas por hifas de hongo.

soro (Gr. *soros*, montón): Grupo o agregado de esporangios o esporas.

sub- (L. *sub*, bajo): Prefijo que significa "bajo", por ejemplo, subepidérmico, "bajo la epidermis".

suber o corcho: Tejido secundario producido por el cámbium suberógeno; constituido por células poligonales, muertas en la madurez y con paredes infiltradas por suberina, un material círeo o graso resistente al paso de gases y al vapor de agua; capa más externa de la periderma.

suberina (L. *suber*, alcornoque): Material lipídico que se encuentra en las paredes celulares del tejido suberógeno y en las bandas de Caspary de la endodermis.

subespecie: Principal subdivisión taxonómica de una especie. Las variedades son usadas como equivalentes a las subespecies por algunos autores.

sucesión: Cambio en la composición de especies de una comunidad vegetal en un área geográfica particular; el cambio puede alcanzar la etapa clímax típica de una área geográfica particular.

suculenta: Planta con tallos u hojas carnosos y almacenadores de agua.

suspensión: Dispersión heterogénea en la cual la fase dispersada consiste en partículas sólidas suficientemente grandes como para poder ser separadas del fluido de dispersión bajo la influencia de la gravedad.

suspensor: Estructura de la base del embrión de muchas plantas vasculares que empuja la parte terminal del embrión hacia el endosperma.

sustancia base del citoplasma: Parte que rodea el núcleo y los diversos orgánulos de la célula y que vista al microscopio electrónico aparece como la parte menos diferenciada del citoplasma; también recibe el nombre de hialoplasma.

sustancia ergástica: Producto pasivo del protoplasto; producto de almacenamiento o de desecho.

sustrato (L. *substratum*, extendido por el suelo): Fundamento al cual un organismo está unido; sustancia sobre la que actúa un enzima.

taiga: El bosque de coníferas más septentrional.

talo (Gr. *thallos*, brote): Tipo de cuerpo que no está diferenciado en raíces, tallo u hojas; la palabra talo se usaba con cierta frecuencia cuando se consideraba a los hongos y las algas como plantas, para distinguir su simple construcción, y la de algunos gametofitos, de los cuerpos diferenciados de los esporófitos y de los complejos gametofitos de los briófitos.

talófito: Término que se usaba para designar colectivamente a los hongos y las algas; ahora se ha abandonado de forma generalizada.

tallo: Parte del eje de las plantas vasculares situada sobre el suelo, con portamos anatómicamente similares bajo el suelo, como los rizomas y los cormos.

tapete (Gr. *tapes*, tapete): Tejido nutritivo del esporangio, particularmente en la antera.

tasa de duplicación: Periodo de tiempo necesario para que una población de un determinado tamaño experimente una duplicación de su número de individuos.

taxón: Término general para cada una de las categorías taxonómicas, como la especie, clase, orden o división.

taxonomía (Gr. *taxis*, disposición, + *nomos*, ley): La ciencia de la clasificación de los organismos.

tegumento: Capa o capas más externas de tejido que rodean la nucela de un óvulo; se desarrolla en el interior de la cubierta de la semilla.

tejido: Grupo de células similares organizadas en una unidad estructural y funcional.

tejidos primarios: Células derivadas de los meristemas apicales y de los tejidos meristemáticos primarios de la raíz y del vástago; en contraposición a los tejidos secundarios derivados de un cámbium; el crecimiento primario implica un incremento de longitud.

tejidos secundarios: Tejidos formados por los cámbiums suberógeno y vascular.

telio: En las royas, estructura que produce teliosporas.

teliospora: En las royas, espora de pared gruesa en la cual se produce la cariogamia y la meiosis y a partir de la que se desarrolla el basidio.

telofase: Última fase de la mitosis y de la meiosis, durante la cual los cromosomas se reorganizan en dos nuevos núcleos.

termodinámica (Gr. *therme*, calor, + *dynamis*, poder): Estudio de los intercambios energéticos que usa el calor como la forma más conveniente de medición de la energía. La primera ley de la termodinámica dice que en todos los procesos la energía total del universo permanece constante. La segunda ley de la termodinámica dice que la entropía, o grado de desorden, tiende a aumentar.

tétrada: Grupo de cuatro esporas formado a partir de la meiosis de una célula madre de las esporas.

tetraploide (Gr. *tetra*, cuatro, + *ploos*, pliegue): Número de cromosomas (4n) doble de lo normal, o diploide (2n).

tetrápora (Gr. *tetra*, cuatro, + *spora*, semilla): En algunas algas rojas, las cuatro esporas formadas por división meiótica de una célula madre de las esporas incluida en un tetrasporangio.

tetrasporangio (Gr. *tetra*, cuatro, + *spora*, semilla, + *angeion*, vaso): En algunas algas rojas, esporangio en el cual tiene lugar la meiosis que resulta en la producción de tetrásporas.

tetrasporófito (Gr. *tetra*, cuatro, + *spora*, semilla, + *phyton*, planta): En algunas algas rojas, individuo diploide que produce tetrasporangios.

textura: En la madera se refiere al tamaño relativo y a la magnitud de variación en el tamaño de los elementos en los anillos de crecimiento.

tigmotropismo (Gr. *thigma*, tocar): Respuesta al contacto con un objeto sólido.

tilacoide (Gr. *thylakos*, saco, + *oides*, parecido): Estructura membranosa en forma de saco presente en las cianobacterias y en los cloroplastos de los organismos eucariotas; en los cloroplastos, los paquetes de tilacoides forman el grana; las clorofilas se encuentran en los tilacoides.

tílide (Gr. *tylos*, bulto): Excrecencia en forma de balón procedente de una célula parenquimática axial o radial a través de la punteadura en la pared de un vaso y hacia el lumen del vaso.

timina: Pirimidina presente en el DNA pero no en el RNA; véase también uracilo.

tipo salvaje o silvestre: En genética, el fenotipo o genotipo que es característico de la mayoría de los individuos de una especie en un entorno natural.

tonoplasto (Gr. *tonos*, extender, tensión, + *plastos*, formado, moldeado): Membrana citoplasmática que rodea la vacuola de las células vegetales; también denominado membrana vacuolar.

toro: Parte central engrosada de la membrana alveolar de los alveolos o punteaduras areoladas de las coníferas y algunas otras gimnospermas.

totipotente: Dícese de los tejidos o células que son capaces de formar cualquier estructura de la planta madura.

traducción: Ensamblaje de una proteína en los ribosomas; el mRNA es usado para dirigir el orden de los aminoácidos.

transcripción: Síntesis de una molécula de RNA complementaria a una cadena de DNA catalizada por enzimas.

transducción: Transferencia de genes desde un organismo a otro mediante un virus.

transformación: Transferencia de DNA desnudo desde un organismo hasta otro; también denominada "transferencia genética". Los transposones son a menudo usados como vectores en la transformación cuando esta se lleva a cabo en el laboratorio.

translocación: (1) En las plantas, transporte de agua, minerales o nutrientes a larga distancia; mayoritariamente usado para referirse al transporte de nutrientes; (2) en genética, intercambio de segmentos cromosómicos entre cromosomas no homólogos.

transpiración (Fr. *transpirer*, transpirar): Pérdida de vapor de agua a

umbela (L. *umbella*, sombrilla): Inflorescencia en la cual los pedículos individuales nacen del ápice del pedúnculo.

unicelular: Compuesto por una sola célula.

unidad de membrana: Membrana de tres capas, aproximadamente delgada, que se encuentra en todas las membranas celulares.

vacuolo: Cavidad en el citoplasma que está rodeada por una membrana y que contiene agua y otras sustancias.

vaina: Parte inferior ensanchada de la hoja que rodea el tallo.

vaina de la raíz: Tejido que cubre la punta de la raíz.

vaina del haz: Capa de tejido que rodea a los haces vasculares.

vaina del tubo: Capa de tejido que rodea a los tubos cribosos.

vaina mucilaginosa: Capa de mucílago que rodea a la pared celular de algunas bacterias y algas.

vaina vascular: Capa de tejido que rodea a los haces vasculares.

valvas: Las dos partes en que se abre el fruto.

vascular: Que posee tejidos vasculares.

vasos: Tubos de paredes finas y de diámetro relativamente grande que se encuentran en el xilema de muchas plantas vasculares; los vasos están formados por elementos de vaso.

velo: Tejido que cubre el fruto en desarrollo.

velo del cotiledón: Tejido que cubre el cotiledón en desarrollo.

velo del fruto: Tejido que cubre el fruto en desarrollo.

velo del hongo: Tejido que cubre el hongo en desarrollo.

velo del tallo: Tejido que cubre el tallo en desarrollo.

velo del tubo: Tejido que cubre el tubo en desarrollo.

velo del ovulo: Tejido que cubre el ovul

das, dos de ellas oscuras separadas por una más clara.

unisexual: Habitualmente aplicado a la flor que carece de estambres o de carpelos; el perianto puede estar o no presente.

uracilo: Pirimidina presente en el RNA pero no en el DNA; ver también timina.

uredosoro (L. *uredo*, plaga vegetal): En las royas, estructura que produce uredosporas. También llamado uredinio, uredio, uredo.

uredóspora (L. *uredo*, plaga vegetal, + *spora*, espora): En las royas, espora rojiza, binucleada, producida en verano. También llamada uredinóspora.

vacuola (L. *vacuus*, vacío): Espacio o cavidad del citoplasma relleno con un fluido acuoso, el jugo celular; parte de los compartimentos linosómicos de la célula.

vacuola contráctil: Vacuola de color claro y relleno de fluido que se encuentra en algunos grupos de protistas y que toma agua del interior de la célula, para a continuación contraerse y expulsar dicho contenido fuera de la célula.

vaina: (1) Base de una hoja que abraza al tallo, como en las gramíneas; (2) Capa de tejido que rodea a otro tejido, como la vaina vascular.

vaina vascular: Capa o capas de células que rodean a los haces vasculares; pueden estar formadas por células de parénquima o de esclerénquima, o bien de ambos tipos. Las vainas vasculares son especialmente características de las plantas C_4.

variación: Las diferencias que ocurren en la descendencia de una especie particular.

variación continua: Variación en los caracteres que es fruto de la acción de diferentes genes; esta variación con frecuencia presenta una distribución "normal", o en forma de campana.

variedad: Grupo de plantas o animales de rango inferior a la especie; algunos botánicos consideran que las variedades son equivalentes a las subespecies, y otros las consideran divisiones de las subespecies.

vascular (L. *vasculum*, pequeño vaso): Se refiere a cualquier tejido vegetal o región formado por tejido conductor, o que se forma; por ejemplo, xilema, floema y cambium vascular.

vaso (L. *vasculum*, pequeño vaso): Estructura similar a un tubo del xilema, compuesta por células alargadas (tráqueas) dispuestas extremo por extremo y conectadas por perforaciones. Su función es la de conducir el agua y los minerales a través del cuerpo de la planta. Se encuentra en casi todas las angiospermas y en otros pocos plantas vasculares (por ejemplo, gnetófitos).

vástago: Las porciones aéreas, como el tallo y las hojas de una planta vascular.

vector (L. *portador*, transportador, de *vehere*, transportar): (1) Patógeno que transporta una enfermedad desde un organismo hasta otro; (2) en genética, cualquier virus o plásmido de DNA al cual se integra un gen para subsiguientemente transferirlo a una célula.

vegetativo: De, relativo a, o implicado en la propagación por procesos asexuales; también relativo a las partes de la planta no reproductoras.

velamen (L. *velamen*, vestidura): Epidermis múltiple que cubre las raíces aéreas de algunas orquídeas y aráceas; también ocurre en algunas raíces terrestres.

vena: Haz vascular que forma parte de la red del tejido vascular y de soporte de una hoja u otro órgano.

venación: Ordenación de las venas en un limbo foliar.

venación paralela: Tipo de venación en el cual las venas principales de la hoja son paralelas o casi; característica de las monocotiledóneas.

como ocurre en los helechos; esta disposición se desenrolla gradualmente conforme la hoja se desarrolla.

vernalización (L. *vernalis*, primavera): Inducción de la floración por tratamiento con frío.

verticilo: Círculo de hojas o de piezas florales.

vesícula hídrica: Gran célula epidérmica de reserva de agua; tipo de tricoma.

vía C_3: *Ver* Ciclo de Calvin.

vía C_4: Serie de reacciones a través de las cuales el dióxido de carbono se fija al compuesto denominado fosfoenolpiruvato (PEP) para producir oxaloacetato, un compuesto con cuatro carbonos.

viable (L. *vita*, vida): Capaz de vivir.

vientre (L. *venter*, vientre): Porción basal engrosada de un arquegonio que contiene la ovocélula.

vigor híbrido: *Ver* heterosis.

vulva (L. *volva*, envoltura): Estructura en forma de copa situada en la base del pie de algunas setas.

xantófila (Gr. *xanthos*, amarillento-pardusco, + *phyllon*, hoja): Pigmento amarillo de los cloroplastos; miembro del grupo carotenoide.

xerófito (Gr. *xeros*, seco, + *phyton*, planta): Planta adaptada a los hábitats áridos.

xilema (Gr. *xylon*, madera): Tejido vascular complejo a través del cual se conduce la mayor parte del agua y de los minerales de la planta; caracterizado por la presencia de elementos traqueales.

yema: (1) Vástago en estado embrional, normalmente protegido por hojas jóvenes; (2) protuberancias vegetativas de las levaduras y de algunas bacterias como medio de reproducción asexual.

yema accesoria: Yema localizada generalmente por encima o al lado de una yema axilar principal.

zarcillo (L. *cirrillus*, círculo pequeño): Hoja modificada o parte de una hoja o tallo modificados en una delgada estructura que se enrolla y ayuda al sostén de los tallos; los zarcillos sólo se presentan en algunas angiospermas.

zeatina: Hormona vegetal; citocinina natural aislada a partir del maíz.

zigomorfa (Gr. *zygo*, par, + *morphe*, forma): Tipo de flor que puede dividirse en dos partes simétricas solamente por un plano longitudinal que pasa a través de su eje; también denominada simetría bilateral.

zigóspora: Espora de resistencia de pared gruesa que se forma a partir de un zigoto, resultante de la fusión de isogametos.

zigoto (Gr. *zygoos*, apareados, juntos): Célula diploide (2n) resultante de la fusión de un gameto masculino y de uno femenino.

zona de abscisión: Área de la base de la hoja, flor, fruto u otra parte de la planta que contiene tejidos que desempeñan una función en la separación de una parte del vegetal del resto del cuerpo.

zona de cámbium: Región de células meristemáticas de paredes finas e indiferenciadas situada entre el xilema secundario y el floema secundario; está constituida por células iniciales de cámbium y sus inmediatas derivadas.

zoóspora: Espora móvil que se encuentra en las algas, oomicetes y quitridios.

zoosporangio: Esporangio formador de zoósporas.

Origen de las ilustraciones

Todas las fotografías cuya fuente no se indica aquí son de Ray F. Evert.

1-1 David Overmash/Bruce Coleman, Inc.

1-2 J. W. Schopf

1-3 Helena Curtis. *Biology* (4.ª ed.). Worth Publishers, Inc., New York, 1983

1-4 (a) G. J. Brecken (b) Larry West/Bruce Coleman, Inc.

1-5 Dianne Edwards

1-6 E. S. Ross

1-8 W. Troll. *Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen* (vol. 1, pt. 1). Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1937

1-9 E. S. Ross

Pág. 12 (abajo) R. D. Preston

Pág. 13 Mary Alice Webb

2-1 (foto) M. A. Walsh

2-2 A. Ryter

2-5 (a) D. Branton

2-6 W. Brause, A. Lerman, H. Taubert. *Pflanzenmatomisches Praktikum*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1967

2-10 L. M. Beidler

2-11 R. R. Dute

2-12 W. W. Thomson, J. M. Whatley. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980; 31:375-394

2-13 David Stetler

2-14 K. Esau

2-15 K. Esau

2-16 Mary Alice Webb

2-18 F. Marty. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A., 1978; 75:832-836

2-19 S. E. Eichhorn

2-21 (foto) R. R. Dute

2-22 D. J. Morré, H. H. Mollenhauer. En *Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure*. A. W. Robards (Ed.). McGraw-Hill Book Company, New York, 1974

2-24 R. F. Evert, S. E. Eichhorn. The American Journal of Botany, 1976; 63:30-48.

2-25 M. Kuiatrachue, R. F. Evert. The American Journal of Botany, 1977; 64:310-325.

2-26 R. R. Powers

2-27 H. J. Hoops y G. L. Floyd

2-28 R. D. Preston

2-30 K. Esau. *Anatomy of Seed Plants* (2.ª ed.). John Wiley and Sons, Inc., New York, 1977

2-31 B. Alberts, D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, J. D. Watson. *Molecular Biology of the Cell*. Garland Publishing, Inc., New York, 1983

2-33 R. D. Preston, en la obra citada de Robards, 1974.

2-36 W. T. Jackson. Physiologia Plantarum, 1967; 20:20-29

2-41 R. R. Dute

2-42 R. R. Dute

2-43 J. Crossbaw

Pág. 41 (a), (b) S. M. Wick, J. Duniec. Protoplasma, 1984; 122:45-55; (c), (d) S. M. Wick, R. W. Seagull, M. Osborn, K. Weber, B. E. S. Gunning. The Journal of Cell Biology, 1981; 89:685-690

2-44 P. K. Hepler. Protoplasma, 1982; 111:121-133

2-45 M. C. Ledbetter. Symposia of the International Society for Cell Biology, 1967; 6:55-70

3-4 (c) Albert L. Lehninger. Biochemistry (2.ª ed.). Worth Publishers, Inc., New York, 1975

3-8 M. Kuiatrachue, R. F. Evert. The American Journal of Botany, 1977; 64:310-325.

3-10 S. H. Crowdy. En: *Systemic Fungicides*. O. B.E. Marsh (Ed.). Longman, Inc., New York, 1977

3-11 B. E. Juniper

3-17 Curtis, en la obra citada, 1983

4-1 W. G. Whaley

4-2 Bruce Roberts/Photo Researchers, Inc.

4-3 Curtis, en la obra citada, 1983

4-4 Lehninger, en la obra citada, 1975

4-7 S. J. Singer, G. L. Nicolson. Science, 1972; 175:720-731. © 1972, A.A.A.S.

4-8 Alberts et al., en la obra citada, 1983

4-9 Alberts et al., en la obra citada, 1983

4-11 K. B. Raper

4-13 E. B. Tucker. Protoplasma, 1982; 113:195-201

Pág. 68 (arriba) H. Towner; (abajo) S. G. Pallardy, T. T. Kozlowski. New Phytologist, 1980; 85:363-368

Pág. 69 John N. Telford

5-1 Yerkes Observatory, Harvard University

5-2 Curtis, en la obra citada, 1983

5-3 Helena Curtis, N. Sue Barnes. *Invitation to Biology* (4.ª ed.). Worth Publishers, Inc., New York, 1985

Pág. 74 L. Jacobi

5-4 H. Wright/Freelance Photographers Guild

5-5 Curtis, en la obra citada, 1983

5-6 Lehninger, en la obra citada, 1975

5-7 Curtis, en la obra citada, 1983

5-9 Curtis, en la obra citada, 1983

6-1 R. D. Warmbrodt

6-6 A. J. Vander, J. N. Sherman, D. S. Luciano. *Human Physiology*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1980

9-6 (foto) W. Tai

9-13 (a) C. G. G. J. van Steenis; (b) W. L. Wagner

9-14 AP/Wide World Photos

11-16 Lederberg y E. M. Lederberg

11-17 R. R. Olsen

11-18 Walter Reed Army Institute of Research

13-11 (a) A. E. Staffan; (b) J. Shaw; (c) G. J. Brecken

13-12 J. C. Pendland y D. G. Boucias

13-13 (a) C. Brecken; (c) G. J. Brecken

Pág. 235 (a), (b) A. W. Barksdale; (c) A. W. Barksdale. Mycologia, 1963; 55:493-501

14-6 J. H. Niederhauser, W. C. Cobb. Scientific American, 1959; 200:100-112

15-16 K. R. Miller, K. D. Stewart. En: *Systematics of the Green Algae*. D. E. G. Irvine, D. M. John (Eds.), 1984

15-17 L. E. Graham

1969

6-7 Lehninger, en la obra citada, 1975

6-11 Lehninger, en la obra citada, 1975

6-13 (a) Lehninger, en la obra citada, 1975; (b) John N. Telford

6-14 P. C. Hinkle, R. E. McCarty, Scientific American, 1978; 238:104-123

Pág. 92 Y. Hanada

6-16 Lehninger, en la obra citada, 1975

6-17 (b) Grant Heilman Photography

7-2 R. L. Ghenia, American Type Culture Collection

7-5 H. Towner

7-6 Curtis, en la obra citada, 1983

7-7 Preparada por Govindjee

7-10 D. Branton

Pág. 103 (arriba) Cambridge University Library

7-14 S. G. Pallardy, T. T. Kozlowski, New Phytologist, 1980; 85:363-368

Pág. 109 Curtis, en la obra citada, 1983

7-21 J. A. Teare, L. G. Stowe, Oecologia, 1976; 23:1-12

Pág. 114 (arriba) H. R. Chen (centro) P. B. Moens (abajo) Don Kybos

Pág. 115 G. Ostergren

8-1 A. Sparrow

8-3 Curtis, en la obra citada, 1983

8-4 (a) J. D. Watson, *The Double Helix*, Atheneum, New York, 1968; (b) W. Bikin, BioScience, 1973; 23:652-653, modificado por R. A. Kellin, J. B. Gear, BioScience, 1980; 30:110-111

8-5 Lehninger, en la obra citada, 1975

8-6 Curtis, en la obra citada, 1983

Pág. 123 Alexander Rich et al., Science, 1981; 211:171-176. © by A.A.A.S.

8-8 (b) Sung Hou-Kim

8-9 O. L. Miller, Jr., B. A. Hamkalo, C. A. Thomas, Jr., Science, 1970; 169:392-395

Pág. 129 (a)-(c) K. B. Raper; (d), (e) J. T. Bonner

8-12 H. R. Chen

9-1 V. Orel, The Moravian Museum, Brno, Czechoslovakia

9-2 Don Kybos

9-3 P. B. Moens

9-4 B. John

9-5 G. Ostergren

Pág. 148 (arriba) C. S. Webber; (centro) John Hodgin, según A. H. R. Buller, *Researches on Fungi* (vol. 6). Longman, Inc., New York

10-1 Larry West

10-2 The Bettmann Archive

10-3 (a) Larry West; (b) C. S. Webber; (c) Imagery

10-4 (a), (c) E. V. Grave; (b) H. Forest

10-5 (a) D. S. Neuberger; (b) L. E. Graham; (c) Oxford Scientific Films/Animals; (d) Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography; (e) E. V. Grave

10-6 (a), (b) E. S. Ross; (c) Larry West; (d) K. Sandved; (e) John A. Lynch/Photo NATS

10-7 (a), (d) R. Carr/Bruce Coleman, Inc.; (b), (i) J. W. Perry; (c) E. S. Ross/Bruce Coleman, Inc.; (e) J. Shaw/Bruce Coleman, Inc.; (f)-(h) J. Dereniki (j) E. Beals

Pág. 157 (arriba) G. R. Roberts; (abajo) Grant Heilman Photography

10-8 L. V. Leak, Journal of Ultrastructural Research, 1967; 21:61-67. (b) K. Esau

10-10 G. L. Stebbins, En: *The Evolution of Life* (vol. 1), S. Tax (Ed.), The University of Chicago Press, Chicago, 1960

11-1 Dr. Huntington Potter y Dr. David Dressler, Harvard Medical School

11-2 T. D. Pugh y E. H. Newcomb

11-3 Purdue University

11-4 David O. Hall

11-5 (a) P. L. Gollone, J. Pangborn, Journal of Bacteriology, 1975; 124:1.358 (b) National Medical Audiovisual Center; (c) H. Lachevalier; (d) R. S. Wolfe

11-6 (a), (b) D. Greenwood; (c) J. L. Pate

11-7 (a) E. V. Grave; (c) Turton/Cambosco; (d) E. J. Ordal

11-8 C. Robinow

11-9 D. A. Coppola, A. Kelman, Phytopathology, 1980; 70:1.110-1.115

11-10 H. Stolp, M. P. Starr, Antonie van Leeuwenhoek, 1963; 29:217-248

11-11 C. C. Brinton, Jr., y J. Carnahan

11-12 (a) N. J. Lang, Journal of Phycology, 1965; 1:127-134. (b) Bai Keshi

11-13 R. D. Wammbrodt

11-14 A. Berkaloff, J. Bourguet, P. Favard, M. Guiseuhault, *Introduction a la Biologie Biologie et Physiologie Cellulaire*, Hermann Collection, Paris, 1967

Pág. 178 Miryam Glikson

11-19 (a) A. M. Berry, J. G. Torrey, *Plant and Soil* (en prensa); (b) J. G. Torrey, En: *New Root Formation in Plants and Cuttings*, M. B. Jackson (Ed.), Martinus Nijhoff/Junk Publishers, The Netherlands, 1985; (c) A. M. Berry

11-20 M. C. Pelczar, R. D. Reid, Microbiology, McGraw-Hill Book Company, New York, 1965

11-21 National Medical Audiovisual Center

11-22 W. A. Niering

11-23 G. N. Agrios, *Plant Pathology* (2.ª ed.), Academic Press, Inc., New York, 1978

Pág. 182 (a) Florida Department of Agriculture, D. P. I.; (b) V. Jane Windsor, Florida Department of Agriculture; D. P. I.

11-24 J. F. Worley, U. S. Department of Agriculture

11-25 (a) M. V. Parthasarathy; (b) H. Dorsselman

11-26 (arriba) J. Wm. Schopf; (abajo) M. R. Walter, American Scientist, 1977; 65:563-571

12-1 L. D. Simon

12-2 G. A. deZoeten y G. Gaard

12-3 K. Nambu, D. L. D. Caspar, G. J. Stubbs, Science, 1985; 227:773-776

12-4 J. D. Almeida, A. F. Howatson, Journal of Cell Biology, 1963; 616-620.

12-5 (a) G. Gaard y R. W. Fulton; (b), (c) G. Gaard y G. A. deZoeten

12-6 (a) L. D. Simon; (b) K. Allen

12-7 National Communicable Disease Center, Atlanta

12-8 (a) K. Matsumoto; (b) E. Shikata; (c) E. Shikata y K. Matsumoto

12-9 T. White

12-10 Th. Koller y J. M. Sogo, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich

13-1 E. S. Ross

13-2 (a) Charles Marden Fitch/Tauna Photos; (b) E. S. Ross

13-3 Imperial Chemical Industries PLC Agricultural Division

13-4 E. S. Ross

13-6 M. D. Coffey, B. A. Palevitz, P. J. Allen, The Canadian Journal of Botany, 1972; 50:231-240

13-7 R. J. Howard

Pág. 203 (foto) John Hodgin; de A. H. R. Buller, *Researches on Fungi* (vol. 6) Longman, Inc., New York

13-9 (a) A. M. Berry, J. G. Torrey, *Plant and Soil* (en prensa); (b) J. G. Torrey, En: *New Root Formation in Plants and Cuttings*, M. B. Jackson (Ed.), Martinus Nijhoff/Junk Publishers, The Netherlands, 1985; (c) A. M. Berry

13-10 M. C. Pelczar, R. D. Reid, Microbiology, McGraw-Hill Book Company, New York, 1965

11-23 National Medical Audiovisual Center

11-22 W. A. Niering

11-23 G. N. Agrios, *Plant Pathology* (2.ª ed.), Academic Press, Inc., New York, 1978

Pág. 182 (a) Florida Department of Agriculture, D. P. I.; (b) V. Jane Windsor, Florida Department of Agriculture; D. P. I.

11-24 J. F. Worley, U. S. Department of Agriculture

11-25 (a) M. V. Parthasarathy; (b) H. Dorsselman

11-26 (arriba) J. Wm. Schopf; (abajo) M. R. Walter, American Scientist, 1977; 65:563-571

12-1 L. D. Simon

12-2 G. A. deZoeten y G. Gaard

12-3 K. Nambu, D. L. D. Caspar, G. J. Stubbs, Science, 1985; 227:773-776

12-4 J. D. Almeida, A. F. Howatson, Journal of Cell Biology, 1963; 616-620.

12-5 (a) G. Gaard y R. W. Fulton; (b), (c) G. Gaard y G. A. deZoeten

12-6 (a) L. D. Simon; (b) K. Allen

12-7 National Communicable Disease Center, Atlanta

12-8 (a) K. Matsumoto; (b) E. Shikata; (c) E. Shikata y K. Matsumoto

12-9 T. White

12-10 Th. Koller y J. M. Sogo, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich

13-1 E. S. Ross

13-2 (a) Charles Marden Fitch/Tauna Photos; (b) E. S. Ross

13-3 Imperial Chemical Industries PLC Agricultural Division

13-4 E. S. Ross

13-6 M. D. Coffey, B. A. Palevitz, P. J. Allen, The Canadian Journal of Botany, 1972; 50:231-240

13-7 R. J. Howard

Pág. 203 (foto) John Hodgin; de A. H. R. Buller, *Researches on Fungi* (vol. 6) Longman, Inc., New York

13-9 (a) A. M. Berry, J. G. Torrey, *Plant and Soil* (en prensa); (b) J. G. Torrey, En: *New Root Formation in Plants and Cuttings*, M. B. Jackson (Ed.), Martinus Nijhoff/Junk Publishers, The Netherlands, 1985; (c) A. M. Berry

13-10 M. C. Pelczar, R. D. Reid, Microbiology, McGraw-Hill Book Company, New York, 1965

13-11 (a) C. C. Brinton, Jr., y J. Carnahan; (b) Bai Keshi

13-12 R. D. Wammbrodt

13-13 L. W. Sharp, Fundamentals of Cytology, McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1943

13-16 (a) E. V. Grave

Pág. 206 U. S. Department of Agriculture

13-17 (a) A. McClanaghan/Photo Researchers, Inc.; (b) John Durham/Photo Researchers, Inc.

13-18 G. L. Barron

Pág. 210 (a), (b) G. L. Barron, University of Guelph; (c) N. Allin y G. L. Barron, University of Guelph

13-19 E. Imre Friedmann

13-20 E. S. Ross

13-21 (a) Robert A. Ross; (b) E. S. Ross

13-22 (a), (b) E. S. Ross; (c) Larry West

13-23 (b) V. Ahmadjian y J. B. Jacobs

13-24 R. L. Chapman

13-25 (a), (b) V. Ahmadjian; (c) V. Ahmadjian y B. J. Jacobs

13-27 J. Keller

13-28 H. C. Hoch, R. J. Howard, Experimental Mycology, 1981; 5:167-172

13-29 (b) D. Niederpruhm

13-30 (a), (b) J. Burton/Bruce Coleman, Inc.; (c), (d) J. W. Perry

13-32 E. S. Ross

13-33 Sharp, en la obra citada, 1943

13-34 (foto) R. Gordon Wasson, Botanical Museum of Harvard University

13-35 (a) J. Burton/Bruce Coleman, Inc.; (b) J. Markham/Bruce Coleman, Inc.; (c), (d) E. S. Ross

13-36 G. R. Roberts

13-38 S. A. Wilde

13-39 Design Network, Inc.

13-40 F. W. West

13-41 B. Zak, U. S. Forest Service

13-42 R. D. Wammbrodt

14-1 G. Vidal, T. D. Ford, Precambrian Research (en prensa)

14-2 D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography

14-3 (a) L. E. Graham; (b) L. E. Graham, J. M. Graham, Transactions of the American Microscopial Society, 1980; 99:160-166

14-4 (a) A. W. Birkedale; (b) A. W. Birkedale, Mycologia, 1963; 55:493-501

14-7 L. P. Gaurdoff, En: *Lower Fungi in the Laboratory*, M. S. Fuller (Ed.), © 1978 by Department of Botany, University of Georgia

14-8 R. Emerson, Lloydia, 1941; 4:77-144

14-9 K. B. Raper

14-10 K. B. Raper

14-11 (c) Jonathan D. Eisenback/Phototake; (d) Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography

14-13 G. A. Feyrall

14-15 I. M. King

14-16 (a) G. D. Hanna, California Academy of Sciences; (b) F. Rost; (c) G. A. Feyrall

14-19 (a), (b) D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography; (c) A. R. Loeblich, III

14-20 Design Network, Inc.

14-21 Florida Department of Natural Resources, Bureau of Marine Research

14-22 D. Longanecker

15-1 J. Donald

15-2 D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography

15-3 (a) L. E. Graham; (b) R. G. Scaff, J. A. Hellebust, T. Sawa, Phycologia, 1981; 20:22-31

15-4 (a), (c) H. C. Bold, M. J. Wynne, *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction* (2.ª ed.), Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1985; (b) R. Sheath

15-5 (a) D. P. Wilson/Eric y David Hosking Photography; (b) E. S. Ross; (c) B. C. Carpenter; (d) Jean Baxter/Photo NATS

15-6 (a), (b) M. Littler y D. Littler, Smithsonian Institution; (c) C. Chidamaro, M. Littler y D. Littler

15-8 (foto) C. M. Pueschel, K. M. Cole, The American Journal of Botany, 1982; 69:703-720

15-9 (a) G. R. Roberts; (b) D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography; (c) S. M. Carpenter

15-11 C. J. O'Kelly

Pág. 262 (a) Bob Evans/Peter Arnold, Inc.; (b) W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; (c) Kelco Communications

15-14 M. Knight, M. Parke, Journal of the Marine Biological Association, U.K., 1950; 29:439-514

15-15 G. L. Floyd

15-19 E. V. Grave

15-20 L. E. Graham

15-21 K. J. Niklas

15-22 (a) W. H. Amos/Bruce Coleman, Inc.

15-23 (a) D. S. Neuberger; (b), (c), (d) K. Esser, *Cryptogamic*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982; (e) E. S. Ross

15-25 D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography

15-27 (a) Robert A. Ross; (b) Grant Heilman Photography; (c) L. R. Hoffman

15-28 V. Paul

15-29 (foto) G. E. Palade

15-32 K. Esser, en la obra citada, 1982

15-34 (a) Carolina Biological Supply Company; (b) H. J. Marchant, J. D. Pickett-Heaps, Australian Journal of Biological Science, 1972; 25:1.199-1.213

15-35 L. E. Graham

15-36 D. K. Kirk

15-38 R. F. Skagel, R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stern, T. M. C. Taylor, *An Evolutionary Survey of the Plant Kingdom*, Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1966

15-39 L. E. Graham

Pág. 370 (abajo) E. S. Ross

Pág. 371 J. W. Perry

16-1 T. S. Elias

16-2 W. Remy, Science, 1982; 219:1.625-1.627

16-3 © 1973 Ken Brate/Photo Researchers, Inc.

16-4 D. B. Green

16-5 C. Hebant, Journal of the Hatton Botanical Laboratory, 1975; 39:235-254

16-6 (a) D. S. Neuberger

16-7 D. S. Neuberger

16-9 (a) G. M. Smith, *Cryptogamic Botany* (vol. 2), *Bryophytes and Pteridophytes* (2.ª ed.), McGraw-Hill Book Company, New York, 1955; (b) B. E. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria

16-12 (a) E. S. Ross

Pág. 387 C. T. Ingold, *Spore Discharge in Land Plants*, Clarendon Press, Oxford, 1939

16-14 (a), (b) J. J. Engel, Fieldiana: Botany (New Series), 1980; 3:1-229. (c) J. J. Engel

16-15 K. B. Sandvend

16-16 (a) Robert A. Ross

16-18 D. S. Neuberger

16-19 (a) A. E. Stallan; (b) E. S. Ross

16-20 (a) D. S. Neuberger

17-29 C. Neubert

18-1 Kristine Rasmussen and Stuart Naquin

18-2 A. C. Love, Transactions of the

16-47 (a) Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography

16-48 (a) Larry West

16-50 (a) R. Fehlin; (b)

22-21 Michele McCauley

22-23 W. A. Ruskin, R. F. Evert, The American Journal of Botany, 1984; 71:1.398-1.415

24-15 J. van Overbeek, Science, 1966; 152:721-731

24-16 (a) M. B. Wilkins (Ed.), *Advanced Plant Physiology*, Pitman Publishing Ltd.,

75:535-561; (b) A. Menge, The Canadian Journal of Botany, 1983; 61:1.015-1.024

26-9 (a) Carolina Biological Supply Company; (b) R. E. Hutchins

16-21 (a) Ingold, en la obra citada, 1939; (b) R. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria

Pág. 295 (a), (c) D. H. Vitt; (b) A. Klotz/Design Network, Inc.

16-23 (a) Larry West; (b) Skagel et al., en la obra citada, 1966; (c) Ingold, en la obra citada, 1939

16-24 (a) M. C. F. Proctor; (b) Ingold, en la obra citada, 1939

17-1 Kristine Rasmussen y Stuart Naquin

17-2 (a) A. S. Foster, E. M. Gifford, Jr. *Comparative Morphology of Vascular Plants* (2.ª ed.). W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1974

17-3 (a), (d) K. K. Namboodiri, C. B. Beck, The American Journal of Botany, 1968; 55:464-472. (b), (c) K. Esau, *Plant Anatomy* (2.ª ed.). John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965

17-5 Smith, en la obra citada, 1955

17-7 H. P. Banks, *Evolution and Plants of the Past*. Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1970

17-8 (a) J. Walton, *Fossil Plants*. Macmillan Publishing Company, New York, 1940; (b) J. Walton, Phytomorphology, 1964; 14:155-160. (c) P. M. Hueber, International Symposium on the Devonian System (vol. 2). D. H. Oswald (Ed.), Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary, Alberta, Canada, 1968

17-9 Field Museum of Natural History

17-11 R. L. Peterson, M. J. Howarth, D. P. Whitlier, The Canadian Journal of Botany, 1981; 59:711-720

17-12 (a) D. Cameron; (b) R. Schmid

17-14 Espécimen proporcionado por Ripon Microslides, Ripon, Wisconsin

17-15 D. S. Neuberger

17-16 (a), (b) D. S. Neuberger; (c) K. B. Sandved

17-19 Milwaukee Public Museum

17-20 Kristine Rasmussen y Stuart Naquin

17-21 (a) R. Carr; (b) R. S. Ross

17-23 (a) Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.; (b) K. B. Sandved; (c) C. Haufler; (d) R. S. Ross

Pág. 324-325 (a) M. Hamer, *Handbuch der Palaobotanik* (vol. 1). Druck and Verlag von R. Oldenbourg, Munich and Berlin, 1927; (b) W. N. Stewart, T. Delevoryas, Botanical Review, 1956; 22:45-80. (c) Banks, en la obra citada, 1970

17-28 R. B. Peacock/Photo Researchers, Inc.

18-2 (a) Ingold, en la obra citada, 1939; Royal Society of Edinburgh, 1960; 64:29-44, 201-213 y 261-280

18-3 (a), (b) J. M. Pettit, C. B. Beck, Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, 1968; 22:239-254. (c) J. M. Pettit, C. B. Beck, Science, 1967; 156:1,727-1,729

18-4 H. N. Andrews, Science, 1963; 142:928-931. A. G. Long, en la obra citada, 1960

18-5 C. B. Beck, Biological Reviews, 1970; 45:379-400

18-6 S. E. Schecklet, The American Journal of Botany, 1975; 62:923-934

18-7 Kristine Rasmussen y Stuart Naquin

18-8 Kristine Rasmussen y Stuart Naquin

18-9 J. Dermid

18-10 (a) J. Dermid

18-11 (a) R. Spurr and J. Spurr/Bruce Coleman, Inc.

18-12 J. Rumnerow

18-15 B. Haley

18-17 (c) G. J. Brechon

18-22 (a) W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc. (b) R. S. Ross

18-23 H. H. Iliis

18-24 Grant Heilman Photography

18-26 (a) Larry West; (b) J. Burton/Bruce Coleman, Inc.

18-27 Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.

18-28 Sichuan Institute of Biology

18-29 (foto) Carolina Biological Supply Company

18-30 D. A. Steingraeber

18-31 (b) D. T. Hendricks y E. S. Ross

18-32 (a) J. W. Perry; (b) Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography

18-33 (a) F. S. P. Ng; (b), (c) G. Davidse

18-34 (a) E. S. Ross; (b), (d) J. W. Perry; (c) K. J. Niklas

18-35 (a) C. H. Sorman; (b), (c) E. S. Ross

18-36 E. S. Ross

18-37 W. P. Armstrong

18-38 (a), (b) G. J. Brechon; (c) E. S. Ross

18-39 (a) D. S. Neuberger; (b) E. S. Ross; (c) E. R. Degginger/Earth Scenes

18-40 (a), (c) E. S. Ross; (b) R. Carr

18-43 (a), (c) Larry West; (b), (e) I. H. Gerard; (d) Grant Heilman Photography

18-45 E. S. Ross

19-1 J. Dermid

Pág. 377 Karlene Schwartz

19-6 Foster y Gifford, en la obra citada, 1974

19-7 T. J. Givnish

20-1 R. D. Warmbrodt, R. F. Evert, The American Journal of Botany, 1979; 66:412-440

20-4 M. C. Ledbetter, K. R. Porter, *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. Springer-Verlag, Inc., New York, 1970

20-11 H. A. Core, W. a. Cote, A. C. Day, *Wood: Structure and Identification* (2.ª ed.). Syracuse University Press, Syracuse, New York, 1979

20-12 I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A.

20-14 Esau, en la obra citada, 1977

20-17 (a), (b) R. F. Evert, W. Eschrich, S. E. Eichhorn, Planta, 1973; 109:193-210

20-18 Esau, en la obra citada, 1977

20-19 J. S. Pereira

20-21 (c) Esau, en la obra citada, 1965

20-24 Ward M. Tingey, Cornell University, Agricultural Experiment Station

21-2 Bruune, Leman, Taubert, en la obra citada, 1967

21-2 (a) L. M. Chace/N.A.S., Photo Researchers, Inc.; (b) J. Dermid

21-5 F. A. L. Clowes

21-11 H. T. Bonnett, Jr. Journal of Cell Biology, 1968; 37:199-205

21-12 Bruune, Leman, Taubert, en la obra citada, 1967

21-15 E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc.

21-16 Robert y Linda Mitchell

21-18 D. A. Steingraeber

22-4 M. E. Gerloff

22-5 D. A. DeMason, The American Journal of Botany, 1983; 70:955-962

22-8 (c) W. Eschrich

22-12 A. Fahn, Plant Anatomy (2.ª ed.). Pergamon Press, Inc., Elmsford, New York, 1974

22-14 Rhonda Nass/Ampersand

22-16 (a) J. W. Perry

22-17 Rhonda Nass/Ampersand

Pág. 555 (b), (c) E. Fritz

27-23 (a) M. H. Zimmermann; (b) R. F. Evert, W. Eschrich, J. T. Medler, F. J. Alfieri, The American Journal of Botany, 1968; 55:(6):678-687

29-13 (a), (c) E. S. Ross; (b) J. W. Perry

29-14 (b), (c) E. S. Ross; (d) A. Sabarese

29-15 (a) E. S. Ross

30-6 (a) James P. Blair, © 1983, National Geographic Society; (b) Susan Fiorito/Peter Arnold, Inc.

30-7 Robert y Linda Mitchell

Pág. 431 (a) H. C. Jones, Tennessee Valley Authority; (b) J. S. Jacobson, A. C. Hill (Eds.), *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation: A Pictorial Atlas*, Air Pollution Control Association, Pittsburgh, 1970; (c) T. H. Mauigh, III, Science, 1984; 226:1,408-1,410

22-29 Esau, en la obra citada, 1965, y G. S. Avery, Jr. The American Journal of Botany, 1933; 20:565-592

22-31 R. D. Meicenheimer

22-34 Shirley C. Tucker

22-37 J. W. Perry

Pág. 441 P. A. Deschamp, T. J. Cooke, Science, 1983; 219:505-507

22-39 D. A. Steingraeber

22-40 J. W. Perry

Pág. 443 E. S. Ross

22-41 G. R. Roberts

23-25 I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A.

23-26 Core, Côté y Day, en la obra citada, 1979

23-27 (a) U. S. Forest Service; (b) C. W. Ferguson, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona

23-29 R. B. Hoadley

23-30 R. B. Hoadley

23-32 R. B. Hoadley, *Understanding Wood*. The Taunton Press, Newtown, Connecticut, 1980

Pág. 472 (arriba) J. Dermid; (centro) J. S. Ranson, R. Moore, The American Journal of Botany, 1983; 70:1,048-1,056; (abajo) Grant Heilman Photography

Pág. 473 D. A. Steingraeber

24-1 M. B. Winter

24-5 U. S. Department of Agriculture

24-6 J. P. Nitsch, The American Journal of Botany, 1950; 37:211-215

Pág. 482 G. Malchers, M. D. Sacristan, A. A. Holder, Carlsberg Research Communications, 1978; 43:203-218

Pág. 483 Hillesheg, Laboratory for Cell and Tissue Culture, Research Division, Landskrona, Sweden

24-8 F. Skoog, C. O. Miller, Symposia of the Society for Experimental Biology, 1957; 11:118-131

24-11 S. W. Witwer

24-12 H. Towner

24-13 S. W. Witwer

24-14 Abbott Laboratories

London, 1984; (b) J. E. Varner

25-2 J. S. Ranson, R. Moore, The American Journal of Botany, 1983; 70:1,048-1,056

25-3 B. E. Juniper, Annual Review of Plant Physiology, 1976; 27:385-406

25-4 J. Dermid

25-5 R. F. Trump/Photo Researchers, Inc.

25-6 A. W. Galston, *The Green Plant*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1968

25-7 (a) A. Loehlich, III; (b) B. Sweeney, *Rhythmic Phenomena in Plants*. Academic Press, Inc., New York, 1969

25-8 a. W. Naylor, Scientific American, 1952; 186:49-56

25-9 P. M. Ray, *The Living Plant*. Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1963

25-11 U. S. Department of Agriculture

25-16 U. S. Department of Agriculture

25-17 A. Lang, M. Kh. Chailakhyan, I. A. Frolova, Proceedings of the National Academy of Sciences, 1977; 74:2,412-2,416

25-18 D. A. Steingraeber

25-20 Naylor, en la obra citada, 1952

25-21 J. Dermid

25-22 Grant Heilman Photography

25-23 (a) J. Ehleringer, I. Forseth, Science, 1980; 210:1,094-1,098; (b) Robert y Linda Mitchell

25-24 Ehleringer y Forseth, en la obra citada, 1980

Pág. 514 (arriba) R. E. Hutchins; (centro) R. B. Herbert, R. D. Holstein, R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company; (abajo) Y. Heslop-Harrison

Pág. 515 Carolina Biological Supply Company

26-1 The Nitragin Company, Inc.

26-3 (a) J. H. Gerard/N.A.S., Photo Researchers, Inc.

26-4 R. H. Wright/N.A.S., Photo Researchers, Inc.

26-5 J. Bonner y A. W. Galston, *Principles of Plant Physiology*. W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1952

26-6 B. Gibbons, National Geographic, 1984; 166:350-368 (Ned M. Seidler, artist)

Pág. 524 Curtis, en la obra citada, 1983

26-7 B. S. Meyer et al. *Introduction to Plant Physiology*. Van Nostrand Reinhold Company, Inc., New York, 1973

Pág. 526 (a) L. R. Rhodes, J. W. Gerdemann, New Phytologist, 1975;

Pág. 529 Y. Heslop-Harrison

26-10 (a) The Nitragin Company, Inc.; (b), (c) Oxford University Botany School

26-11 R. B. Herbert, R. D. Holstein, R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company

26-12 B. G. Turgeon, W. D. Bauer, The Canadian Journal of Botany, 1982; 60:152-161

26-13 R. B. Herbert, R. D. Holstein, R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company

26-14 J. M. L. Selker, E. H. Newcomb, Planta, 1985; 165:446-454

26-15 E. H. Newcomb, Sh. R. Tandon, B. R. Kowal, Protoplasma, 1985; 125:1-12

26-16 (b) H. E. Calvert

26-18 G. C. Gerloff, W. H. Gabelman, En: *Encyclopedia of Plant Physiology* (New Series) (vol. 15B). A. Lauchli, R. L. Bieleski (Eds.). Springer-Verlag New York, Inc., New York, 1983

26-19 W. J. Brill, Scientific American, 1977; 236:68-81

27-1 S. Hales, *Vegetable Statics*, London, 1727

27-2 (a) J. Dermid

27-4 M. Richardson, *Translocation in Plants*. Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1968

27-5 Richardson, en la obra citada, 1968

27-7 E. Hausermann, A. Frey-Wyssling, Protoplasma, 1963; 57:37-80

27-8 A. C. Leopold, *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1964

27-9 Richardson, en la obra citada, 1968

27-10 P. F. Scholander, H. T. Hammel, E. D. Bradstreet, E. A. Hemmingsen, Science, 1965; 148:339-346

27-11 M. H. Zimmermann, Scientific American, 1963; 208:132-142

27-12 Butzer

27-13 (a) L. M. Beidler; (b) J. H. Troughton

27-14 M. G. Penny, D. J. F. Bowling, Planta, 1974; 119:17-25

27-15 D. E. Aylor, J. Y. Parlange, A. D. Krikorian, The American Journal of Botany, 1973; 60:161-171

27-17 J. S. Pate, *Transport in Plants & Phloem Transport*. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn (Eds.). Springer-Verlag Berlin, Inc., Berlin, 1975

27-20 Malpighi, *Opera Posthuma*, London, 1675

31-6 B. Bartholomew

31-7 J. Mann, Australian Department of Lands

31-8 D. F. Rhoades, En: Chemicals

31-13 G. G. Simpson, W. S. Beck, Life: *An Introduction to Biology* (2.ª ed.). Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, Inc., New York, 1965

Pág. 676 The Bettmann Archive

32-5 (a), (e) C. W. Rettenmeyer; (b), (c), (f) E. S. Ross; (d) P. Raven; (g) James P. Blair, © 1983, National Geographic Society

Botany, 1968; 55:860-874

27-22 E. Münch, *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*, Gustav Fischer, Jena, 1930

Pág. 560 (arriba) Timothy Plowman; (centro) E. Dorf; (abajo) G. R. Carr

Pág. 561 J. Heslop-Harrison

28-1 the Bettmann Archive/B.B.C. Hulton

28-5 K. Mather, B. J. Harrison, Heredity, 1959; 3:1-52

28-6 S. Carlquist, *Island Life*. The Natural History Press, Garden City, New York, 1965

28-7 (a) G. M., British Museum (Natural History); (b) R. Ornduff

28-8 S. Ross-Craig, *Drawings of British Plants*. Part IV. G. Bell and Sons, Ltd., London, 1950

Pág. 571 (abajo) Curtis y Barnes, *Invitation to Biology* (4.ª ed.). Worth Publishers, Inc., New York, 1985; (izquierda) A. M. Evans

28-9 B. Crandall, Carnegie Institution of Washington, Publication 540

Pág. 576 R. H. Robichaux

Pág. 577 (foto) G. R. Carr

28-11 (a), (b) M. A. Nobs, Carnegie Institution of Washington, Publication 623; (c), (d) L. R. Heckard y C. S. Webber

28-12 D. Myrick, Jepson Herbarium, University of California, Berkeley

28-13 (a), (b) H. Angel/Bulfontes; (c), (d), (e) C. J. Marchant

28-14 (a) L. Mellichamp

29-1 (a) E. S. Ross; (b) D. L. Dilcher

29-2 E. Dorf

29-3 Peter Crane

29-4 Peter Crane

29-5 Peter Crane

29-6 Peter Crane

29-8 (a) J. H. G. Johns, New Zealand Forest Service; (b) W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.

29-9 I. W. Bailey, B. G. L. Swamy, En: *Contributions to Plant Anatomy*. I. W. Bailey (Ed.). Ronald Press, New York, 1954

29-10 G. H. M. Lawrence, *Taxonomy of Vascular Plants*. Macmillan Publishing Company, New York, 1951

Pág. 592 David L. Dilcher (reconstrucción de Megan Rohn con el asesoramiento de D. Dilcher)

29-12 (a), (b) Poppi y Pasti, Agenzia Fotografica, Luisa Ricciarini, Milan; (c) G. J. Brenkun

29-16 J. A. L. Cooke

29-17 W. H. Hodge

Págs. 598-599 J. Heslop-Harrison

29-18 Larry West

29-19 (a) J. Dermid; (b) Larry West; (c) E. S. Ross

29-20 E. S. Ross

29-21 E. S. Ross

29-22 Larry West

29-23 T. Eisner

29-24 E. S. Ross

29-25 E. S. Ross

29-26 (a), (c) E. S. Ross; (b) L. B. Thein

29-27 E. S. Ross

29-28 M. P. L. Fogden/Bruce Coleman, Inc.

29-29 R. A. Tyrell

29-30 Oxford Scientific Films

29-31 E. S. Ross

29-32 D. J. Howell

29-33 (a), (b) T. Hovland/Grant Heilman Photography; (c) E. S. Ross; (d) J. F. Skvarla, University of Oklahoma

29-34 (b), (c) D. B. Swingle A. *Textbook of Systematic Botany*. McGraw-Hill Book Company, New York, 1946

29-35 D. S. Neuberger

29-37 K. Paige, *Science 85*, 1985; 4

29-38 Skagel et al., en la obra citada, 1966

29-39 (a) E. S. Ross; (b) Skagel et al., en la obra citada, 1966; (c) L. Benson, *Plant Classification*. D. C. Heath and Company, Boston, 1957

29-40 (a) E. S. Ross; (b), (c) K. B. Sandved

29-41 (a) Skagel et al., en la obra citada, 1966; (b) E. S. Ross

29-43 E. S. Ross

29-44 E. S. Ross

29-45 (a) E. S. Ross; (b) U. S. Forest Service

29-46 E. S. Ross

29-47 E. S. Ross

29-49 Robert y Linda Mitchell

29-50 (a), (c), (d) Timothy Plowman; (b) E. S. Ross

30-1 James P. Blair, © 1983, National Geographic Society

30-2 E. S. Ross

30-3 E. S. Ross

30-4 E. S. Ross

30-5 W. H. Hodge

30-6 G. R. Roberts

30-9 (a) E. Zardini; (b) C. B. Heiser, Jr.; (c) A. Gentry; (d) M. K. Arroyo

30-10 E. S. Ross

30-11 (a) C. F. Jordan; (b) M. J. Plotkin

30-12 M. J. Plotkin

30-13 K. B. Sandved

30-14 W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.

30-15 E. S. Ross

30-16 W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.

30-17 Harvey Lloyd/Peter Arnold, Inc.

30-18 New York Public Library Picture Collection

30-20 R. Abernathy

30-21 C. A. Rack

30-22 AP/Wide World Photos

30-23 W. H. Hodge

30-24 Agricultural Research Service, U.S.D.A.

30-25 (a) Agricultural Research Service, U.S.D.A.; (b) University of Wisconsin

30-26 N. Vietmeyer, National Academy of Sciences

30-27 Robert y Linda Mitchell

30-28 © 1982 Angelina Lax/Photo Researchers, Inc.

30-29 J. Aronson

30-30 Lehninger, en la obra citada, 1982

30-31 M. J. Plotkin

30-32 M. J. Plotkin

30-33 Monsanto Company, *Genetic Engineering*. St. Louis

30-34 Department of Plant Pathology, Cornell University

30-35 Monsanto Company, *Genetic Engineering*, St. Louis

30-36 C. J. Arntzen

Pág. 647 (arriba) W. Wagner; (abajo, izquierda) E. S. Ross; (abajo, derecha) E. S. Ayensu, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution

Pág. 650 (arriba) C. D. MacNeill; (abajo) E. S. Ross

Pág. 651 J. Revol

31-1 Clyde H. Smith/Peter Arnold, Inc.

31-2 D. H. Janzen

31-3 D. H. Harvey

31-4 J. L. Harper, Symposia of the Society for Experimental Biology. 1961; 151:1-39

31-5 C. H. Muller

Mediated Interactions Between Plants and Other Organisms. G. A. Cooper-Driver, T. Swain, E. E. Conn (Eds.). Plenum Publishing Company, New York, 1983

31-9 H. Harrison/Grant Heilman Photography

31-10 G. E. Likens

31-11 J. H. Gerard/N.A.S., Photo Researchers, Inc.

Pág. 663 R. W. Gibson, Rothamsted Experimental Station

31-12 J. Phillipson, *Ecological Energetics*. Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1966

31-14 (a), (c), (e) Larry West; (b) J. Dermid

31-15 Larry West

31-16 (a) U. S. Forest Service; (b) J. Dermid

31-17 (a) J. Dermid; (b) U. S. Forest Service

31-18 R. Komarek

31-19 (a), (c) P. Frenzen; (b), (d) D. K. Yamaguchi

32-1 A. W. Kuchler

32-2 C. D. MacNeill

32-3 Curtis, en la obra citada, 1983

32-4 K. Sandved

Pág. 678 R. Schoer

32-7 J. Van Wormer/Bruce Coleman, Inc.

32-10 J. Dermid

32-12 E. S. Ross

32-13 F. C. Vasek

32-15 J. Revol

32-16 Soil Conservation Service

32-18 (a) H. E. Evenmeyer; (b), (c) J. H. Gerard

32-19 (a) M. Travis; (b) J. F. Dodd

Índice

Los números en **negrita** indican figuras y tablas

ABA. (ver ácido abscísico)
Abedul, 465, 699, 695, 696
  amarillo, **667**, **668**
  de papel, **658**, 669, 659
Abejas, 384, 498, 579, 600, 602, 603
  polinización de flores, 600
Abetares, 602, 603
Abetos (ver también Abies), 228, 237, 344, 465, 667, 669
  amarillo, 667
  Douglas, **249**, 344, **667**, **668**, **696**, **697**, **669**, 695, 692
  del Canadá, 667
Abies (ver también abetos), 344, 465, 695
  amarillo, **669**
  balsamea, **249**, 667
  balsamifera, 667
  concolor, 667
  procera, **669**
Abono
  "verde", 537
  de manada, 537
  razón carbono a nitrógeno, 537
Abscisina, 497
Absisinsa (ácido), 437, 497
  y auxinas, 498
  zona, 435, 437, 497
Absorción y acción, 379
Acacia, 431, 484, 658, 679
  cultivo, **656**
  corrugata, **658**, 655
  de tres espinas, **429**
  negra, **467**
  simbiosis con bacterias, 443, 656, **655**, 659
Acebo, **478**, 490
Acedrilla, **586**
Acelga, 49, 539
  de agostino, 635
  de granos, **539**, 631
  de montaña, **616**
  de oliva, 633
  silvestre, 629
Acelgas, 632
Acer, 423, 424, **439**, 449, 586, 613
  negundo, **657**
  rubrum, **467**, 660
  saccharinum, **423**
  saccharum, **423**, **467**, **468**, 307
Aceraceas, 613
Acetabularia, 279
Acetaldehído, **94**
Acetil
  CoA (coenzima A), 86, 87, 92, 93
  grupo (CH_3CO), 86, 87, 786
Acetilcolina, **386**
Acetileno, 518
N-Acetilglucosamina, **186**
Acetoacido, 928
Ácido, 787, 788
  abscísico (ABA), 441, 487, 492, 494, 499, 550
    y movimientos estomáticos, 487, 550
  acético, 167
  2-aminoetilfosfónico, 455
  aspártico (aspartato), 92, 186
  cítrico (citrato), 87, 209
  fólico, 707
  desoxirribonucleico (ver DNA)
  dihidroxiacetónico (1,4-D), 407, 476, 460
  esteárico, 30
  fenilacético, 492
  fosfoglicérico, 389, 118
  fumárico, 707
  α-galactúronico, **69**
  gibérelico ($C_{19}H_{22}$), 441, 475, 484, 487, **488**, **492**
  glucónico, 24, 108, 110
  glutámico, 92, 528
  graso, 49, 89, 87, 175
    insaturado, 49, **50**
    saturado, 49, **50**
  indolacético (AIA), 475, 487, 478, 479, 481, 484, 485, 487, 492, 494
  lácteo (lactato), 93, 94, 167, 209
  lactógeno (LDA), 208
  málico (malato), 25, 87, 92, 93, 166, 187, 111, 549
  mevalónico, 349
  nafthalenacético, 477
  nítrico, 450, 534
  nucleico, 55, 56, 180, 538
    total, 188, 190
  oleico, **30**
  palmítico, 30, 86
  pícrico, 48, 523
  pectínico, 55
  piruvico (piruvato), 85, **86-87**, 93, **94**, 186, **187**
  (formación (ver RNA)
  sulfúrico como contaminante, 430, 539
  tetrahidrofólico, ciclo, 85, 86, 87, 88
Acineta, 178, 176, 180
Aclimatación, 560
Acromas, 95
Cis-Aconítico, **87**
Acrolimetrico (ver también Mahoa malalaginensis), 46, 168, 181, 231, 230, 238, 239, 717
Actinomicetos, **329**
Actina, 30
Actinomicetos, 167, 168, 169, 174, 176, 532
Actinomicetos, 168, 170
Actinomicetos, 996
Actividad enzimática, regulación, 79
Achijo, 232, 233
  embarcadero, 232, 233
Adelia, **427**
Adenina, 54, 57, 114, 480, **481**
  en ATP, **80**
  en DNA, 125, 128, 133
  en NAD, **79**
5-Adenosilmetionina, 481
Adenosina
  difosfato (ver ADP)
  monofosfato cíclico (ver AMPC)
  trifosfato (ver ATP)
Adenovirus, **188**
Adhesión, 336, 327, 351
Adiós, pino, 172
Adonsonia, 618
A.A.P., 86, 93-94, 101, 104, 538
Adán, **684**
Aerofito
  gálico, **447**
  hipocotiloso, 462, 413, 447, 457
  parás, 425
Aerobiosis (ver hipoxia, 467
Aerosoles, 299
Afidos, 292, 336, 443
  en la investigación del floema, 334, 336
Afloramiento, 197, 230
Afloramientos hectáreas, 172
Aftas, 207, 211
Agalla
  de raíces, 181
  de tallos, 181
  del cuello de la raíz, 181
  del olivo, 181
Agalla cretácica, 292
Agar, 294, 392, 476, 477
Agaricus
  arvensis, **228**
  bisporus, 217
  campestris, 153, 197, 217
Agave (Agave), 445, **483**
  atauci, **482**
Agaseto, **595**, **604**
Agaseto, 221
Agricultura, 10, 235, 498, 486, 527, 538, 556, 552, 622-632, 695
  cultivo sin suelo previo, 698
  en el nuevo mundo, 626
  en el viejo mundo, 622
  futura, 628
  intensiva, 659
  mundial, 611
  revolución verde, 622, 632, 637
Agrobacterium, 181, 182
  tumefaciens, 602, **648**, 649
Agrupyron, **600**
  cristatum, 170
Agrosis canina, 133, 426, 569
Agua, 40
  absorción pasiva, 344
  adherencia, 69
  cruz, 324
  cohesión, 40
  como disolvente, 786
  difusión, 55
  dispersión de iones y moléculas, 634
  energía cinética, 95, **96**
  energía potencial, 96, **98**
  enlaces por puentes de hidrógeno, 786
  movimiento, 98-62
    apoplástico, 342
    en las plantas, 343-358
    simplástico, 342
  nebulosa, 706
  transporte, 344
    por cohesión-adhesión-tensión, 345-346
  turgencia, 82
Aguacate, 338, 486, 626
Aguaceiro, 481
Agujón, 443
Agulleta, **686**, 693
AIA (ver ácido indolacético)
Aislamiento reproductivo, 374
Ajenjo, 630
Ajenjo, 658
Ajuste inducido, depleción, 77
Alamo, 188, 428, 443, 447, 468, 695
  temblón, 467, 467
Alamos, 92
Albahaca, 630
Albizzia julibrissin, 612
Albura, 444, 463
Alcalcide, 188, 606, 607, 630, 631, 663
Alcaucea, 690
Alcornoque, 619
Alcohol, 175, 709
  en la fermentación, 93, **94**, 199
  deshidrogenasa, **94**
  en frutas, 214
  etílico (etanol), 93, **94**
Aldolasa, **94**
Alelo, 144, 847
  dominante/recesivo, 140, 141, 142, 545-547, 546
  mutación, 144
Alelopatía, 697
Alerce, 588, 604, 684, 695
  europeo, 345
Alevrodjeas amarillas, 236
Alexyna, cepa, 596, 577, 690, 691
Alexopedia, C.1, 232

Alfalfa, 182, 401, 427, 428, 518, 528, 538, 640
  composición química, 48
  mantenimiento harmonico, 183
Algas, 18, 160, 251-277, 346, 664
  alimentarios, 662
  biotecnologías, 246, 698
  en quitinhidrolasas, 250
  heterocuarta, 163, 237, 257, 259, 260, 261, **258**, **312**
  nanoeria, 163, 237, 257, 259, 260
Algunas, 388, 507, 511, 512, 532, 552, 602, 626
Alisal, H.A., 498, 499, 501
  paniculata, **356**
  polinización, 365
  primitiva, Eoc, 592
  reducción evolutiva, 567
  seperíbas, **356**
  stpiles vasculares, 388, 392
  vasculos, 356
Aplasia
  granulosa, 455, 456, 449
  pervicaliaum, **448**
Aplidium, **295**
Apomixis, 550, 379
Apoplasto, 68, 552
Apoteciu, **304**

  características, 303
  ciclo vital, 304, **306**
  evolución, 199, 230
  heterotálicos, 204
  homotálicos, 204
  ostiolados, 307
Ascomycota, 204, **205**, **206**, 207, 212
  [illegible], 163
  [illegible], 307
Ascorbato, 108
Ascorbinato, 108
Ascorbinato, 108
Ascorbin

Aspergina, 32, 532
Aspergo (fylovaio), 443, 447
Asperato (ácido aspérico), 92, 126, 387
Aspergillus, 187, 232
  niveus, 210
  Sydowia, 299
  nidulans, 300
  niger, 208, 318
  parasiticus, 210
  oryzae, 209
Aspleniaceae
  diaphyllum, 479
  viride, 494
Asteraceae (compositae, compositae), 162, 263, 438, 576, 581, 586, 598, 613, 614, 660
  radiación adaptativa, 576
Asteroidea, 2, 183, 189, 177, 324, 474
Átomos, 699-703
  electronegatividad, 702
  en oxidación-reducción, 709
  estructura, 700-702
  gases, 703
  modelo planetario de Bohr, 701
ATP, 23, 56, 88, 79-81, 189, 530, 534
  en el transporte activo, 84, 88, 921, 557
  en la bioenergía, 680
  en la fijación de nitrógeno, 535
  en la fotosíntesis, 97, 100, 104-108, 168
  en la glicólisis y la fermentación, 81, 84, 88, 94
  en la respiración, 23, 87, 88
  formación, 104
  producción, 91
  y fotoautotrofia, 92
ATP sintasa, 90, 91, 104
  iones, H_+ y K_+, 90
ATT ina, 64, 94, 176, 557
Atmósfera, 443, 518, 529
Atmósfera, 443, 448
Atripiex, 494
  mormularia, 440
Atropina, 663
Autoecología, 187
Autoestopismo, 621
Autotrofia, 591
Autoincompatibilidad genética, 589
Autopolinización, 159
Autoradiografía, 403, 505, 703
Autótrofos, 2, 18, 166, 562, 604
  fotosintéticos, 3, 4
  quimiosintéticos, 176, 527
Avena (ver también AIA, 2, 4-D y ANA), 38, 62, 188, 326, 446, 476-480, 492
  desarrollo foliar, 326
  efectos fotobiológicos, 477, 480
  interacción con citoquinas, 481, 482
  interacción con giberelinas, 478, 479
  sintética, 477, 478, 480
  utilización comercial, 479, 480
  y auxinas, 479
  y ácido abscísico, 487
  y citoquinas vacuolar, 449, 478
  y control de malas hierbas, 480
  y crecimiento de la raíz, 477, 478, 479, 482, 484
  y crecimiento de los frutos, 479, 480
  y cultivo de tejidos, 482
  y diferenciación celular, 180, 478
  y dominancia apical, 478
  y elongación celular 78, 62, 477, 480
  y enzimas, 480, 484
  y expresión génica, 482
  y fotosíntesis 476, 477, 493, 494
  y gravitropismo, 494
  y membranas plasmáticas, 487
  y ritmos circadianos, 496
  y síntesis de proteínas, 487
  y tigmotropismo, 495
  y tropismo celular, 62
Avena, 476, 477, 487, 488, 494
  sativa, 110, 476
Avicennia, 214
Aspartato, 479, 613, 615
Aquilex canadensis, 486
Arabinosa, 48
Arabinosa, 46
Aracear, 394, 460
Arachis hypogaea, 443, 628
Aralaceae, 696
Aracaria
  araucana, 344
  heterophylla, 344, 460
Arecaceae, 395
Arecha hypogaea, 443, 628
Arenicolas, 696
Arenicola, 696
Aristolochia, 395
Aristolochiales, 395
Aristotelia, 395
Arnicia, 395
Arnicia, 395
Arnic

de transporte citoplasmático, 83, 88
orálica, 842
Cadillac, 484, 499, 500
Cadmio, 431, 538
Café, 417, 423, 430, 431
Cafeína, 447, 448
Calabaza, 386, 389, 392, 426, 429
musculatura bacteriana, 181
Calamina, 807
Calamites, 417, 424, 482
Calcaña, 364, 365
Calcio, 45, 318, 319, 513, 523, 524, 525, 552, 699, 702
endoneuro, 284, 307, 321
y división celular, 481
y hormonas, 681, 695
Calcita, 294, 297, 521
Cálculo biliario, 216
Calipsis, 285, 288, 294, 452
Cálix, 265, 268, 438, 440, 441
Calmodulina, 579
Calorías dietarias, 196, 447, 447, 448
Calorímetro bacteriano, 447
Calor, 72
total de un sistema, 75
Caloría, 719
de la hidrólisis del ATP, 90
de la oxidación de la glucosa, 73-75, 83, 92
Calórico, 72
y niveles bióticos, 464, 469
Calotermitis, 753
Calvin, 229, 391, 393, 394, 399
Calvitrio, 293, 374
Calfito palustre, 602, 613
Calvin, Melvin, 108
ciclo, 105
Calyptr zona, 605
Calyptrate Heterophylla, 442
Calyptra weberiopi, 446
Calla, 27, 180, 479
reproducción de tejidos, 482
CAM
fotosíntesis, 111, 317, 440, 593, 692
plantas, 111, 445, 549
comportamiento de los estomas, 111, 549, 550
Cámbrico
central, 7, 302, 384, 396, 397, 484, 446, 452, 456
de Inverse, 317
Inferior, 437, 450, 452
mesolamicular, 437, 450, 452
reactivación, 449
telemórgeno, 302, 384, 396, 446, 452
vascular, 7, 302, 384, 446, 447-449
bifacial, 330
de Derbyshire, 321
de Gualdrías, 390
de nuestras, 340
de Inverse, 317
de la raíz, 408, 411, 449, 450
de progimnosperma, 318
del sifón, 388, 416, 419, 420, 421, 422, 430, 450
nódulos bacterianos, 447
nódulos radiales, 447
y semina, 450
Cambrico, período, 253, 254, 721
Camelia sinensis, 430
Camelíneas, 647
Camera, 420
Campanillas de Virginia, 358
Campos de las pantanosas, 34
Campylopus, 302
Canaa
de clínica, 281, 282
del cuerpo, 281
Cáncer, 167, 188
del cuerpo, 283
del fuego, 167, 169, 181
en Elas, 281
Canelo, 387
alfalfas, 311
de sistema, 377, 490
binomial, 204
Capítulo, 307
Capsella bursapastoris, 379, 379
Capsicum, 426, 430
Capsicum frutescens, 389
Capsule vítrea, 188, 198, 193
Capsula
bacteriana, 178, 271
de angiospermas, 452, 453
de bacterias, 184, 288, 286, 287, 293, 295, 296, 298
Capuchina, 627
Carpel, 38
Carácter
analogía, 347
homología, 348
genético, determinación, 138
homólogos, 366
fijación al suelo, 143
acuático, 348
Caudas, 367
Cafrón, 10
depósitos, 178, 324
Cadena (fungia), 216, 218
del maíz, 213
Carbonífero, 721
Carbono (C), 2, 4, 46, 47, 108, 318, 699, 701
ciclo, 109, 177
compuestos que lo contienen, 46, 47, 53
isótopos, 47, 307
estructura atómica y enlaces, 708, 704, 705
fijación, 97, 105, 106, 109, 110, 317
latitudes, 111
radiativo, 47, 108, 324, 325
valores $\delta^{13}C$, 111
14, vida media, 47
Carbonato, 948
Carboníferos, período, 380, 384, 397, 311, 324, 325, 327
plantas, 308, 331, 333
Carbonilo, grupo (—COOH), 49, 92, 196, 707
Carcinomas, 629
Cerro amarillo, 695
Cerge del Gorma, 457
Cerro blanco, 420
Cariogamia, 206, 207, 218, 221, 368, 372
Cariópsido, 417
Carnegie pigmeo, 181, 191, 682
Carotenos, 185
Carotenoides, 21, 99, 108, 171, 184, 235, 263, 362, 418, 611
reparto de alimentos, 99
Carpelo, 416, 357, 369, 417, 438, 448, 598, 598, 593, 596, 599, 631
Carpogonio, 254, 256, 257
Carpóspora, 257
Carpoporidio, 254
Carpoporangio, 257
Carpoporangio, 257
Cato, Gerald, 576
Carnegie, 194, 288, 292
Carne cerca, 680
Carpa
cuidadosa, 460
roca, 435, 440, 438, 447
Casaca, 629
Caspary, bandas, 50, 406, 407, 408, 543
Casparia polar, 252, 350
Casteto, 467, 508
cerrera, 203
de cultivo, 362, 413, 447, 457
Castañolero, 76, 80
Castlander, 86, 78, 920, 708, 708
biológica, 79
Catalina, 449
Catastrofismo neural, 442
Cateto, 525, 733
colesterolo, 625
Catálogo, 396
Catedra, 655
Cebada, 356, 487, 498, 535, 544, 623, 625, 632
semillas, 692, 691
Celulosa, 19, 38, 41, 393, 382, 482, 484, 526, 558
Centro raíz, 516
Célula, 38, 16, 17
compuestos químicos, 45-46
componentes moleculares, 45
división
en algas, 268, 266, 271, 277
en bacterias, 173
en bacterias y plantas vasculares, 280
en embriones, 577, 579, 581
y hormonas, 681, 687, 689
y ciclos circadianos, 686, 698
entrada y salida de sustancias, 55-57
estructura, 15-42
microscopía, 19
muerte, 129
y alimentos, 40
Células (tejido)
accesorias, 395
acompañantes, 394
albuminíferas, 391, 394
aerípodas, 366
cilíndricas, 413
cerrosas, 365
colenquimáticas, 366
conductoras del floema, 393
conductoras del xilema, 383
corticógenas, 209
crítocas, 390
de paso, 408
de mucilagenia, 266
del canal del coelio, 284
del tubo polínico, 363, 369
dermales, 384
meleenquimáticas, 187
esperatógenas, 204
esperógenas, 181
meristemas, 6, 19-41
generativas, 340, 363
haustoriales, 3
hemicelulosa, 41
Celulosa, 384
madre cerrosas, 415
meleenquimáticas, 373
oclusivas, 8, 365
estructura, 549
orientación radial, 549
parenquimáticas, 383
perenchima, 405
petrosa, 32, 366
procarióticas, 4
protálicas, 340
radiales, 448
stenígicas, 365
tetraperiteras, 130
vegetales, 16
compartimentos, 38
diagrama tridimensional, 38
Celulosa, 17, 48, 180
síntesis, 20
y cutícula, 36
y esclerénlas, 32
y estructura de la pared celular, 38, 48, 84, 233, 235, 363, 368
y granos de polen, 363
y raíces, 408
Centrosoma geográfico, 654
Centrómero, 699, 721
Centeno, 130, 403, 589, 342, 343, 580, 590
cenizaria, 138
Centímetro, 19
Centrícia, 41, 248, 253, 264
Centro
sobre de un sistema, 76
de organización de microtúbulos, 19
de reposo, 602
Centímetro, 37, 53, 59, 134, 135
Cephalaria cirsiana, 218
Cephalaria, 280
Cerca sensitiva, 23
Cerezas, 323, 622-624, 631
copia, 323
Cereos, 360, 474
negro, 404, 447, 448
Cerín, grupo, 706
a-Ciroglutamato, 87
Cianidina, 408
Cianobacterias, 16, 184, 165, 170, 172, 175, 183-188, 317
autótrofa, 176
características especiales, 172
clasificación, 180
color, 184
colores característicos, 175
como dipoplantas funcionales, 184
como fuente de alimentos, 167, 368
ecología, 183, 188
en el ciclo del carbono, 109
evolución, 183
fijación de nitrógeno, 176, 184, 317, 438
filoplanctónicas, 180
filotaxiaria, 175
heterógenas, 174
locomoción, 173
pigmentos accesorios, 184
reproducción, 173
simbióticas, 183, 247
y depósitos de presión, 178
y evolución de los cloroplastos, 24, 184, 250
y simbiosis, 99, 100
Cian, 586, 587
Cianólico, 333
Cianolíticas (Cyanophyta), 161, 348, 350, 586
Cicatriz foliar, 437
Cicer arietinum, 623
Cidaceae, 444
Cido
biológica, diagramas, 365
celular, 38-42
anidam, 39
diacinesis, 41
distribución de los microtúbulos, 43
interfase, 37
metafase, 39
mitosis, 37
profase, 38
telofase, 40
de Calvin, 105
reductora, 106
de Krebs, 83, 86, 87, 88
producción de energía, 91
de los elementos, 7
de nitrógeno, 515, 516, 516, 517, 641, 662
del agua, 324
del carbono, 109, 177
del fósforo, 326
del glucólisis, 92, 93
del nitrógeno, 177, 527, 528, 538-539, 641, 662
Cidada, 56
Ciclopterina, 197, 311
Cirsa picata, 388
mexicana, 388
Cítricos, 658
Cítricos, 219
Cilio, 31-33
Cíclicos, 618, 631
Cíclicos, 631, 684
Circunstancia orgánicas, 629
Cipola, 341, 343
rabo, 487
de Calvin, 105
Eliza, 246
Cipola, 415, 416
Circular pisiaceo, 995
Cisterna, 32, 33, 34, 39
Cisterna, 17, 20
Circinaceo, 36, 41, 42, 137, 481
Ciclo de Krebs, 86, 87
ciclo del glioxilato, 92, 93
relaciones, 78
como catalizadas, 76
central arbitrial, 79, 127, 128
de activación, 225
de oxidación, 643
Amarillo, 75, 76, 643, 678, 679
Cítrico, 86, 87
ciclo del glioxilato, 92, 93
relaciones, 78
como catalizadas, 76
central arbitrial, 79, 127, 128
de activación, 225
de oxidación, 643
Amarillo, 75, 76, 643, 678, 679
Citoplasma, 16, 18, 21, 95, 160, 616
en algas, 20, 231, 241, 248, 251, 253, 265, 268, 271
en bacterias, 265, 268, 271
en semillas, 241
en la desecación, 21, 85, 104, 105, 109, 418, 432
en plantas C_3 y C_4, 108, 437
fijación, 21, 95
material genético, 21
origen evolutivo, 21, 24, 180, 178, 184, 238, 251, 241, 248, 253
Citoplasmáticas (Cyanophyta), 161, 348, 350, 586
Citoquinina, 197, 311
Citrus (planta), 388
mexicana, 388
Cítricos, 658
Cítricos, 219
Cítricos, 631, 684
Citrocromos orgánicos, 629
Citrón, 341, 343
rabo, 487
de Calvin, 105
Eliza, 246
Cítricos, 415, 416
Circular pisiaceo, 995
Cisterna, 32, 33, 34, 39
Cisterna, 17, 20
Circinaceo, 36, 41, 42, 137, 481
Citoplasmáticas (Cyanophyta), 161, 348, 350, 586
Citoquinina, 197, 311
Citrus (planta), 388
mexicana, 388
Cítricos, 658
Cítricos, 219
Cítricos, 631, 684
Citrocromos orgánicos, 629
Citrón, 341, 343
rabo, 487
de Calvin, 105
Eliza, 246
Cítricos, 415, 416
Circular pisiaceo, 995
Cisterna, 32, 33, 34, 39
Cisterna, 17, 20
Circinaceo, 36, 41, 42, 137, 481

Cutícula, 6, 58, 181, 188, 189, 387, 406, 416, 425, 437, 438, 548
Cutina, 33, 80, 280
Cuatro, 315
acuático, 309
Cyathea striata, 318, 328
Cyanophyta, 161, 348, 349, 586, 719
Dermatitis, 316
Desarrollo (de plantas), 128, 129, 479
central, 128-131
de Eulas, 437-440
de hojas, 328, 430-437
de la raíz, 405-424, 469
del embrión, 343, 368, 373-380
y simbiosis, 247
Danaus monipsis, 500, 529
Discorea, 625, 631, 642
Dioqueme, 619
Dioqueme, 38
engrosada, 467, 468
Dióxido de azufre, 559
Dióxido de carbono, 2, 542
Elaeis guineensis, 467, 468
Eolos, 237
Ecohidrogenia, 221
Ecología, 50, 453
bacteriana, 177
Economía, 7, 483-478
genética, 348
bacterias, 165, 167
Escherichia alimentaria, 380
Escleras, 389
Escleroquimia, 349, 367, 613
Escleroma, 87, 367
Esclerénquimas
en la hoja de pino, 340
en la raíz, 404, 405, 416, 448, 542, 543, 544, 551
Escleroquimia, 196, 448
Escleritos, 180, 218
Esclerificación, 597
Esclerotia, 32, 367, 380, 396, 398
Esclerotiquinia, 180, 387, 420, 421, 422
Esclerotina, 208
Esclerotia, 376
de plantas vasculares primitivas, 307, 340
de Pelitoro, 389, 390
de quinidoxiceno, 237
de Rhyniophyta, 307
de Selaginella, 316, 318
enfermos, 259
Escleroquimia, 196, 448
Escleritos, 180, 218
Esclerificación, 597
Esclerotia, 32, 367, 380, 396, 398
Esclerotiquinia, 180, 387, 420, 421, 422
Esclerotina, 208
Esclerotia, 376
de plantas vasculares primitivas, 307, 340
de Pelitoro, 389, 390
de quinidoxiceno, 237
de Rhyniophyta, 307
de Selaginella, 316, 318
enfermos, 259

Lípidos polares 499
Lípidos 256
Cyperaceae 221, 224
Cytoscaeae (plantas) 327
Cytoscaeae (hábitos) 256
Chaetomium 197
evolución 509
Chaetomorpha 32
Chaetophoraceae 176
Chaldáyan, M. Kh. 505
Chalcona 611
Champiñón, 214, 217
clasificación biológica, 197
Chaney, Ralph 349
Chaparral 690, 693
Chara 342
Charales 253, 267
Chargaff, principio, 318
Charophyceae 266-267, 718
dictyota celular 263
parentales a plantas 266
Chenopodium
album, 646
glaucum sistema radicular primario del tallo, 422
quinoa 628, 629
Chilo 634
Chimaphila umbellata 596
Chlorophyceae-algas 171
Chlorophyceae 158, 163, 263, 275, 272, 273, 274, 276
ciclo biológico, 265, 273
reproducción, 272, 273
Chlorella, 231, 233, 273, 274
ribonucleotidos 273
Chlorophyceae, 265, 274, 275-277, 718
cromosomas, cromosoma, 274
cromosoma esferico, 276
filamentosas, 276
pseudopodiosas, 276
unicelulares móviles, 271
Chlorophyta (ver también algas verdes), 158, 161, 235, 252, 263-278, 718
Chondrosiopsis crecidos, 169
Chondrus crispus, 180
Chromosomes, 496
Chrysolepis paradoxa, 130
Chrysophyceae, 183, 300, 455
indicios, 505
Chrysophyceae, 245, 717
Chrysophyta (ver también diatomeas, algas doradas), 184, 183, 235, 241-245, 256, 717
Chrysothamnus, 460
Chuaiteria, 615
Chupallocus, 445
Chugda, 570
Chytridiomycetes, 166, 168, 208, 209, 206, 207, 208, 717
Cianofitas (algas), 256
2, 4-D (ácido dichlorofenoxiacético), 477, 478, 480
Cicatriz plasmática 349, 388
Cicuta virosa, 461
Darwin, Charles, 55, 132, 479, 496, 562, 563, 564, 573, 584, 586
Darwin, Francis, 476
Dasyladales, 259
Datación por carbono radiactivo, 47
Dazil, 625
Datura stramonium, 463
Daucus carota, 120, 411, 469
Daucus carota sativa, 265
DDT, 660
De Mesnes, Jean-Jacques, 496
De Vries, Hugo, 143, 144, 147
Degeneria, 590, 591
Delesseria, 344
Delfinina, 618
Desdémonia, 345
Desmanthus perichlaenus, 527
Desmidiales, 256
Desmotubulo, 36, 42, 46
Desnaturalización, 178, 538
Desoxirribonucleótido, 57
Desoxirribosa, 57
Desoxiribosa, 57
Destrucción de bosques, 591
Desulfovibrio, 278
Deuterio, 780
Deuteromicetos (hongos imperfectos), 207
Dewey, Ralph, 349
Chaparral, 690, 693
Dara, 342
Charales, 253, 267
Chargaff, principio, 318
Charophyceae, 266-267, 718
dictyota celular, 263
parentales a plantas, 266
Chenopodium
album, 646
glaucum sistema radicular primario del tallo, 422
quinoa, 628, 629
Chilo, 634
Chimaphila umbellata, 596
Chlorophyceae-algas, 171
Chlorophyceae, 158, 163, 263, 275, 272, 273, 274, 276
ciclo biológico, 265, 273
reproducción, 272, 273
Chlorella, 231, 233, 273, 274
ribonucleotidos, 273
Chlorophyceae, 265, 274, 275-277, 718
cromosomas, cromosoma, 274
cromosoma esferico, 276
filamentosas, 276
pseudopodiosas, 276
unicelulares móviles, 271
Chlorophyta (ver también algas verdes), 158, 161, 235, 252, 263-278, 718
Chondrosiopsis crecidos, 169
Chondrus crispus, 180
Chromosomes, 496
Chrysolepis paradoxa, 130
Chrysophyceae, 183, 300, 455
indicios, 505
Chrysophyceae, 245, 717
Chrysophyta (ver también diatomeas, algas doradas), 184, 183, 235, 241-245, 256, 717
Chrysothamnus, 460
Chuaiteria, 615
Chupallocus, 445
Chugda, 570
Chytridiomycetes, 166, 168, 208, 209, 206, 207, 208, 717
Cianofitas (algas), 256
2, 4-D (ácido dichlorofenoxiacético), 477, 478, 480
Cicatriz plasmática 349, 388
Cicuta virosa, 461
Darwin, Charles, 55, 132, 479, 496, 562, 563, 564, 573, 584, 586
Darwin, Francis, 476
Dasyladales, 259
Datación por carbono radiactivo, 47
Dazil, 625
Datura stramonium, 463
Daucus carota, 120, 411, 469
Daucus carota sativa, 265
DDT, 660
De Mesnes, Jean-Jacques, 496
De Vries, Hugo, 143, 144, 147
Degeneria, 590, 591
Delesseria, 344
Delfinina, 618
Desdémonia, 345
Desmanthus perichlaenus, 527

Grippe, 199
virus, 199
Grupo
acetil, 706
amino, 706
carboxílico, 706
ceto, 706
clorfenac, 196
hidroxi, 706
karyotypi, 719
kreni, 69
kétoxilo, 706
terapeutico, 196
prostático, 78, 523
tiocarbonico, 153
Guaiacum officinale, 467
Guanina, 36, 37, 108, 109-123
Guano, 133
Guayaculo, 476
Guayule, 640
Guía de onda, 463, 602
Guisante, 354, 362, 424, 465, 480, 496, 532, 552, 553, 615, 621, 623, 632, 658
cotiledones, 140
de jardín, 139
dulce, 143
experimentos de Mendel, 141
Guralnick, Saul, 628
Gymnolomae
costum, 245
inglorium, 248
Habu, S. 530, 585, 621
Haberania virgata, 608
Haberlandt, Gottlieb, 126
Haberlandt, marchantiaceae bacteriano, 183
Haberer, 381, 372, 375, 380
adaptación, 567-569, 573, 576
componentes, 576
crecimiento, 647
Haemanthus Rubrolutea, 38
Haine, Stephen, 543
Halfmann, 276, 321
Halobacterium, 177
halobium, 176
Halófilas, 520
Hamamelis, 434
Hammer, Karl C. 646, 681, 504
Haploide
célula, 134, 137
número 16, 133, 134
organismo, 134, 545, 549
Haplonda, 182, 183
Haplopappus gracilis, 39
Harden, Garrett, 686
Hardy, G.H. 568
Hardy-Weinberg, ley, 545
desviaciones, 546
Harlaxtonia teres, 181
Harmogastrum, 616
Harsh-Slack, rata, 606
Hartes, Stephen, 541
Hatusaria, 199, 216, 218, 317, 326
Hayes, 219, 686
americana, 467, 468
Hbd
medium 421
nonsalt alkaline, 421
nonsalt neutral, 421
Hélice de inducción, 511, 513
Helera, 647
helix, 633, 698
Helmfrid, 365, 521, 554, 652, 698, 697
homogeneos, ciclo biológico, 528, 529
Helmcéfalos, 659
Helminto, 659
Helvetica
cornua, 621, 698, 628, 632
helvetica, 481
Hélice
alfa, 74, 91
doble, 119
Hemitricha arguta, 139
Hemiteria pungens, 330
Hemo, grupo, 66, 69
Hepatica nucleatum, 581, 699
Hepatitis (ver hepáticas) 181, 285-290, 718
Hepáticas, 180, 281, 285-290, 695
ciclos de vida, 288, 289
de Dévidas tuberculatum, 288
foliosas, 290
formación de esporas, 287
reproducción asexual, 286, 287
reproducción sexual, 284
talosas, 198, 289
Hepatitis, 198, 199
Herbicida, 477, 485, 647, 668
Herbivoria, 270, 528, 616, 657, 662, 664, 665
Herciam cerulicolor, 237
Hercinia
Hernia
líquida al vino, 143
poligénica, 145
quística, 137-139
Herpes, 186, 191, 194
genitales, 191
zoster, 195
Hershey Chase, experimento, 119
Heterocariosis, 203, 211, 216, 219
Heterocisto, 178, 179, 184, 186
Heterocromatina, 133
Heterofila, 458
Heterogamia, 208, 431
en angiospermas, 361
en gimnospermas, 343, 361
en helechos, 327
en hongos, 316
en pteridofitas, 326
en Selaginella, 318
Heterotérmos, 5, 7, 33, 173, 663, 664
divisiones, 210-212
Heterozigoto, 146
Hevea, 631, 640
Hexacoptrum, 96
Hexosas, 66
Hibiscus rosdariae, 625
Hibridación, 575, 576-583, 638
interspecífica, 583
papel evolutivo, 579-581
poliploidía, 579
por ingeniería genética, 642
Híbrido, 574
cultivo, 638, 639, 641
maíz, 574, 579, 598
trigo, 576, 578, 579, 580, 628
Cuadro de presupuestos, 642
polipoide, 607
reproducción sexual, 579
Hidrocolos, 544, 545
Hidrato de carbono, 46-48, 53, 56, 459
en el ciclo del carbono, 189
formación, 45, 108-111
oxidación, 82-84
Hidrófitos, 438, 455
Hidrógeno, 2, 4, 168, 519, 698, 730, 732
puente, 730
en los compuestos orgánicos, 53
en los seres vivos, 48
estructura molecular, 783
isótopos, 780
Hidroxilo, 283, 285, 295, 296
Hidróxido de hidrato de carbono, 46
hidroxilo, grupo, 48, 708, 706
Hielera, 410, 442, 459
Hielera
de Sierra Cantilina, 414
de San Antonio, 405, 414
arenosa, 425
Hierro, 508, 518, 526, 616
compuestos, 176
transporte electrónico, 89
Hieser, William, 572
Hifa, 198, 208, 209
ancharia, 204
cenocítica, 202, 231, 234
Hillman, William S., 572
Hinnemann, 599
Hiperosmia, 234, 288, 317, 328, 330
Hipógeo, 630
Hipocotilo, 663
Hipoxia, 560
Hipocotilo, 140
Hipótesis, 133, 281, 285-290, 695
ciclos de vida, 288, 289
de Dévidas tuberculatum, 288
foliosas, 290
formación de esporas, 287
reproducción asexual, 286, 287
reproducción sexual, 284
talosas, 198, 289
Hipótesis, 198, 199
Hirdinda, 477, 485, 647, 668
Hirtiovata, 270, 528, 616, 657, 662, 664, 665
Hirtum cerulicolor, 237
Hirtum
Hormona
líquida al vino, 143
poligénica, 145
quística, 137-139
Herpes, 186, 191, 194
genitales, 191
zoster, 195
Hershey Chase, experimento, 119
Heterocariosis, 203, 211, 216, 219
Heterocisto, 178, 179, 184, 186
Heterocromatina, 133
Heterofila, 458
Heterogamia, 208, 431
en angiospermas, 361
en gimnospermas, 343, 361
en helechos, 327
en hongos, 316
en pteridofitas, 326
en Selaginella, 318
Heterotérmos, 5, 7, 33, 173, 663, 664
divisiones, 210-212
Heterozigoto, 146
Hevea, 631, 640
Hexacoptrum, 96
Hexosas, 66
Hibiscus rosdariae, 625
Hibridación, 575, 576-583, 638
interspecífica, 583
papel evolutivo, 579-581
poliploidía, 579
por ingeniería genética, 642
Híbrido, 574
cultivo, 638, 639, 641
maíz, 574, 579, 598
trigo, 576, 578, 579, 580, 628
Cuadro de presupuestos, 642
polipoide, 607
reproducción sexual, 579
Hidrocolos, 544, 545
Hidrato de carbono, 46-48, 53, 56, 459
en el ciclo del carbono, 189
formación, 45, 108-111
oxidación, 82-84
Hidrófitos, 438, 455
Hidrógeno, 2, 4, 168, 519, 698, 730, 732
puente, 730
en los compuestos orgánicos, 53
en los seres vivos, 48
estructura molecular, 783
isótopos, 780
Hidroxilo, 283, 285, 295, 296
Hidróxido de hidrato de carbono, 46
hidroxilo, grupo, 48, 708, 706
Hielera, 410, 442, 459
Hielera
de Sierra Cantilina, 414
de San Antonio, 405, 414
arenosa, 425
Hierro, 508, 518, 526, 616
compuestos, 176
transporte electrónico, 89
Hieser, William, 572
Hifa, 198, 208, 209
ancharia, 204
cenocítica, 202, 231, 234
Hirtiovata, 270, 528, 616, 657, 662, 664, 665
Hirtum cerulicolor, 237
Hirtum
Hormona
líquida al vino, 143
poligénica, 145
quística, 137-139
Herpes, 186, 191, 194
genitales, 191
zoster, 195
Hershey Chase, experimento, 119
Heterocariosis, 203, 211, 216, 219
Heterocisto, 178, 179, 184, 186
Heterocromatina, 133
Heterofila, 458
Heterogamia, 208, 431
en angiospermas, 361
en gimnospermas, 343, 361
en helechos, 327
en hongos, 316
en pteridofitas, 326
en Selaginella, 318
Heterotérmos, 5, 7, 33, 173, 663, 664
divisiones, 210-212
Heterozigoto, 146
Hevea, 631, 640
Hexacoptrum, 96
Hexosas, 66
Hibiscus rosdariae, 625
Hibridación, 575, 576-583, 638
interspecífica, 583
papel evolutivo, 579-581
poliploidía, 579
por ingeniería genética, 642
Híbrido, 574
cultivo, 638, 639, 641
maíz, 574, 579, 598
trigo, 576, 578, 579, 580, 628
Cuadro de presupuestos, 642
polipoide, 607
reproducción sexual, 579
Hidrocolos, 544, 545
Hidrato de carbono, 46-48, 53, 56, 459
en el ciclo del carbono, 189
formación, 45, 108-111
oxidación, 82-84
Hidrófitos, 438, 455
Hidrógeno, 2, 4, 168, 519, 698, 730, 732
puente, 730
en los compuestos orgánicos, 53
en los seres vivos, 48
estructura molecular, 783
isótopos, 780
Hidroxilo, 283, 285, 295, 296
Hidróxido de hidrato de carbono, 46
hidroxilo, grupo, 48, 708, 706
Hielera, 410, 442, 459
Hielera
de Sierra Cantilina, 414
de San Antonio, 405, 414
arenosa, 425
Hierro, 508, 518, 526, 616
compuestos, 176
transporte electrónico, 89
Hieser, William, 572
Hifa, 198, 208, 209
ancharia, 204
cenocítica, 202, 231, 234

Ozaga de la mariposa, 499
Oryzomyinae, 318, 319, 487, 614, 628, 632
Oryzomys dimidiatus, 679
Oscilatoria, 334, 370
Osmania, 41, 42, 298, 319, 328, 331, 344, 348, 349, 356, 357

mutualista, 31
nutrición, 28, 29, 64, 197, 342, 361, 368
nuevas, 32
osmótica, 31
permeabilidad, 62
Pomponia, 360, 379
Pontiania, 292, 298
Porcino, 334, 285, 208
Portadores, 494, 499
Potamonas, 44
Potamos, 394, 367, 324, 333, 711
reproducción, 332
raya, 342, 600
americano, 399
Pseudoraia, 46
Psoas, 328, 330, 339, 341, 343, 351, 450, 454, 605

carto, 499
largo, 499
menor, 499
de la edad del carbón, 324, 325
densidad de polos radiales, 542
desarrollo ascendente, 318
Pseudomorfosis, 430
Pse
jemal, 480
posterior, 318, 457, 568, 570, 579, 613, 623
Psoriasis, 197, 613, 621
Psoralea

salto, 461
de algas pardas, 262
Reflexiones, 537, 578
problema de clasificación, 48
equivalente de
los hongos, 509
los mismos, 519, 540, 580
y los líquenes, 519
Reproducción, 167, 251
asexual, 63
asexuales, 123
sexual, 31
sexual, 186, 188, 190
y pos, 117
Reptiles, 18, 81, 154, 159, 160, 161

[illegible]

[illegible]

Quinina, tratamiento: 699-711
Quinocetopina, 77
Quiste: 548, 616
Quitina, 80
Quitina, 614, 631
Quitina, 639
Quitinasa: 80, 89, 606, 626
Quitina, 45, 590, 232, 324
Quitinosomas, 180, 194, 229, 236, 271, 331, 336, 337
ciclo vital, 237
Rabaina: 512, 538
Radiolarios, 138, 139
Rabia, 190, 191
Racemia, 105
Radiación
adaptativa, 173-177
isótopos, 180, 181
mutante, 168, 174
observación, 2, 4, 162, 344, 608, 692, 710, 877
Radiactividad, 359
Radiación ultravioleta, 508
Radiolaria, 393, 394, 394, 582, 586
Radiata, 183, 398, 391, 447-453, 488, 612, 609
desdoblamiento, 446
simetría, 446
Rabia, 243
Raffinosa amarilla, 386
Rafidia, 18, 616
Rata, 5, 300, 302, 408-412, 543, 551
dificultades de agua, 542
adaptación espacial, 118
adaptaciones para el amamantamiento, 411-412
alimentación, 212, 326, 392, 393, 401, 409, 410, 492, 495, 496, 498
ratón, 409-410
alimentación de ardillas, 538
anatomía, 401
aislamiento sexuales, 483, 511, 484, 486
altitudes 39, 40, 41, 42
nivel de agua, 492
cálculo vascular, 488
cráneo, 486
crecimiento de los tejidos primarios, 181, 486
crecimiento secundario, 186, 188, 446, 447, 448, 480, 481, 453
de almacenamiento, 413
de angiospermas, 468, 414
de distribución, 468, 484, 483
bellota, desarrollo, 483
de Epitemio, 328
de gimnospermas, 180, 186
de gramíneas, 481, 483, 484
de helechos, 328
de hierba, 317
de lycopodios, 312, 360
de musgos/hígados, 402, 404, 405, 406, 408
de pino, 380
de Rhizopodia, 414
desarrollo, 468, 484, 486
dientes, 484
de roedores, 484
roedores, 484, 486
cladograma, 486
epidermis, 485
estructura
protista, 145-146, 148, 484
secundaria, 483, 484
fibras, 489
gametofitos, 402, 404, 406
hábitat, 4, 300, 302, 303, 408, 409
hígados, 404, 454
secretor nasal, 301, 302, 318, 408, 483, 409
mandíbula, 408
nombre de hígadomos, 170, 171, 317, 483, 484, 485
origen, 366
de los tejidos primarios, 484, 486
Ratón, 409-410
Ratón, 409-410
Rayos, 180, 181, 182, 183, 184, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225,

Tritanopia, 20
superficie interna, 109
Tula, 448, 449
americana, 387, 389, 391, 394, 417, 431, 451, 455, 457, 467, 468, 556
indio, 416
Tilde, 440
Tile americano (ver Tila americana)
Tilleulas sonoras, 111, 340
Tinamo, 96, 97, 118, 119-121
Tina, 130
Tipos celulares, neurona, 300
Tirosina, 52
Tiroiodina, 187
Tizón
de la hoja de maíz, 637, 638
del trigo, 181
anillo de la papa, 530
Tocoferoles, 368, 369
biosíntesis, 369
papel, 369
Tolerancias inmunes, 211
Tomate, 442, 454, 455, 502, 626
clima, 181
manifestaciones, 181
ampliación geométrica, 494
Tomillo, 630
Tonoplasto, 65, 24, 62, 390, 393
tipo, 24
Tono, 440
Tonos, bajos, 179
Tonfirina, 316
Tonipotencia, 452, 483
Tonofibrillas celulares, 457
Tonificación gástrica, 126
efectos, 127
Transamination, 518
Transcripción genética, 125, 126, 127-128
inducción, 127
inhibición por retroalimentación, 128
opérons, 127
regulación, 127-130
represión, 127
Transcriptasa inversa, 194
Transfusiones humanas, 178
Transformación bacteriana, 188, 174, 194
Transformación
genética, 140
de naturales en el Reino, 553-558
Transgénicos, 441, 541-551
semillas de arroz, 550
mineralógica, 548
factores que la alteran, 550
Transmisión, 550
regulación, 547
temporalmente, 554
Transporte
a través de membrana, 63-66
plasmodesmos, 66-67
activo, 25, 65, 64, 551, 557
ampliación, 66, 448, 542, 543
celular, citoplasmo, 67
de hormonas vegetales, 470
electrónico, 521
cadena, 81, 88
pasivo, 64
simplificación, 66, 448, 542, 543, 551, 552
Transposons, 140, 146, 628
Trangen, 533, 548, 549, 566, 616, 628, 628, 629, 540
alergenia, 550
acción, 550
desarrollo, 550
Transpiración, 365, 367, 368, 368, 340, 348-349, 350, 439 (ref.), 543, 546, 551, 557
Trébol, 509, 537, 538, 539, 540, 603, 617
Hueso, 531
dulce blanco, enfermedad vírica, 192
Trehalasa, 211, 218
Trehalosa, 184
Trifolium, 530, 532
repens, 531, 568, 603, 657
subterraneum, 509
Trigo, 18, 130, 376, 432, 442, 499, 526, 542, 563, 632, 633
contenido genético del color de espiga, 144
grano, 377
copa, 231, 568
Triticeae, 3, 600
cultivar, 167
granel/Grain, 3
Trimorphism (trimorfismo), 302, 308, 367, 368, 395
Triploides, 31, 477
Triploidía (triploidy), 593, 637
Triticum, 540, 632, 637
aestivum, 1, 13, 146, 376, 395, 366, 432, 542, 590, 633
Trits, 481, 790
radiantes, 790
Transmisión radiantes, 627
Triptófano, 493-496
negativo, 493
positivo, 493
Trofa negra, 204
Tropa, 544
cavaleros, 467, 468, 468
hemofilia, 218, 467, 468
Tubo endosperma, 204
Tubérculo, 464, 570, 624, 627
Tuberculosis, 167, 168
Tubos colectores, 302
diferenciación, 303
Tubo polínico, 337
Tubulina, 26, 43
Tulipán, 506
Tulipán de Virginia, 461, 464
Tumba
alpina, 681, 682, 687
arctica, 674, 695-696
Tumor cerebral, 454
Turba, 324
Turbera, 298, 656
Turnsole, Gloss, 572
Tungsteno, 18, 62, 203, 236, 440, 521
en plantas acuáticas, 441
en los tubos colectores, 554, 556, 557
y movimiento de las hojas, 433, 439
y mecanismo de los estomas, 548, 549
Tuya gigante, 467
Tyrfa, 666
Ulmus, 448, 613
americana, 447, 465, 467
Ultrafiltrado, 248, 268, 276, 279
Ultra, 282, 285, 289, 293
ciclo biológico, 289
Ulnaria, 38
Ulnaria, 627
Ultrafiltración, 627
Umbela
compuesta, 397
simple, 397
Umbelíferas (ultrafiltración), 630
Umbrella, 196
Unidad de membrana, 16, 17
Uniparen, 84
Urediln, 86, 87, 123
Uranio, 699
radiactivo, 700
Urediniales, 220
Uredinomycetes, 221
Urediniomycetes, 221
Urédine, 532
Urinas, 596
Urea, 212
Urediniales, 220
Urédine simple, 289
Urinoderia, 520
calgaria, 520
Usnea, 486
Valina
del membrana, 452
foliar, 423
vascular, 106, 432
Vainilla, 597, 638
Valencia, 703
Valina, 52
Valonia, 378
Van Helmont, Jan Baptista, 19
Van Niel, C. B., 96, 179
Van Overbeek, Johannes, 466
Vanilla, 597
planifolia, 597, 638
Variation clonal, 572
Variedad, 166, 191
Variedad, 153
Vasek, Frank, 658
Vasos alimenticios, 268
Vasculares, 415-445, 423
crecimiento secundario, 446-449
sistema, transporte sistema vascular, 437
Vaselina, 242
Vasopulmonarias, 241
Vegetales
clasificación, 183
revista del desarrollo, 118-131
enfermedades, 180
Velocidad de reacción, 709
Velloria, 118
Venenoso negro, 181
Verruca foliar, 363, 423
Verruca cicatrizada, 126
Vernalización, 509
Vernalización cromosómica, 423, 424
Vernalización arrojadizo, 211
Verrugas, 181
Verticilium, 649
Vesícula
amarilla, 396
amarilla, 449
secretora, 29
transporte, 36
Vesta, 532, 633
Via
amplificación, 92
de los pentosas fosfato, 92
del carbono-3, 105
metabólica, 79-79
metabólica, 75
Vibrones, 585
Vibrione marginatus, 585
Vicia, 532, 633
faba, 6, 534, 555
Vid, 459, 633
silvestre, 539
sativa, 442
Vieira
disposición de frutos y semillas, 614
polinización de flores, 687
Vienna, 280
Vigna, 532
vitensis, 542
Vilano, 599, 614
Vinagre, 147
Violdantina, 442
Violeta, 442
Virginia, 442
Vitis vinifera, 442
Viola, 151, 181
pachyrrizus, 133
cornuta, 153
tricolor, 181
Violetas, 153, 371
Virchow, Rudolf, 17
Virginia, 295, 294
del matrimonio alrededor de la pared (PSTV), 183, 194
Virología, 10
Virosis, 198, 191
Virus, 16, 184, 186-194
bacilos, 189
bacteriano 72, 186
elipsoide, 189, 190
constitución, 187
de la gripe, 186, 190, 191
enfermedades causadas a las plantas, 192
esferoidal, 190
Ejemplo-Rous, 194
esféricos, 196
estructura, 188-190
herpes, 191, 194
icosaédrico, 188
icosaédricos, 186
lata celular, 190
lítico, 190
mutaciones del tabaco (TMV), 187, 188
mosaico esférico del tomate, 193
neumónico, 187-188
nucleico, 191
origen, 194-195
propiedades moleculares, 198
replicación, 186, 187, 190-191, 193
RNA, 186, 188, 191
vacuolas de doble, 194
tipos, 191
varicosa, 191
y cáncer, 194
Vitamina, 396
Vitamina, 78, 377, 537, 538, 632
A, 180
B_1, 88
B_2, 78
B_{12}, 247
Vitis, 440, 441, 455
vinifera, 390, 633
Vitreia galvanica, 87, 22
Volva, 217
Volvox, 154, 174-176
carteri, 176
reproducción sexual, 176
Von Frisch, Karl, 500
Von Humboldt, Alexander, 675, 676
Vorticella, 291
Waldell, David, 239
Walt, George, 185
Wallace, Alfred Russel, 560
Rous, 560
Washington Irving, 482
Watson, James D., 118, 120
Weinberg, G., 595
Wisconsin, 581, 683
scutellum, 131, 355
Went, Fritz W., 478, 477, 493
Wieneme, 8.11, 478
Whaley, J.M., 18
Whitman, Thomas, 660
White, S.A., 694
Wilkins, 576
gametofitos, 657
Wilkins, Maurice, 119
Wilson, Carl, 177, 182
Wolfia brasilia, 394
Xanthium, 499
strumarium, 494, 500
Xanthomonas, 181
campestris, 182
Xerophyllum, 218, 241, 242
Xerophyta, 624
xerofilas, 559
xerófitos, 625, 627
Xilema, 48
Xilema, 6, 366, 402, 403, 405, 407, 408, 569, 590, 598, 611, 612
de raíces, 724
de gimnospermas, 360
de plantas vasculares primitivas, 397, 398
de pteridospermas, 418
celular bacteriana, 181, 182
crecimiento en el Reino, 592
primario, 367, 393, 398, 399, 404, 406, 416, 417, 422, 449, 542
desarrollo, 404, 425
secundario, 24, 302, 394, 398, 399, 447-449, 454-468
transporte de
agua, 46, 542-547, 553, 557
otras, 542-546, 551-553
Yeso, 387
Z-DNA, 123
Zarza parrilla, 164, 380
Zanahoria, 130, 411, 482, 469
Zanahoria, 366
Zanhopina, 666
chlorhydric, 568
dyestuff, 568
Zarzilla, 447, 455
Zarza, 379
Zarzamora, 431, 441
Zarzaparrilla, 496
Zea
diploperennis, 428
mays (ver también maíz)
Zea, 387
Zeatina, 470
Zea mays, 146
Zea mays, 146
Zea mays, 146